

Die Wirbelsäule des Karpfens

(*Cyprinus carpio* L.)

Ein Beitrag zum Verständnis der Feinstruktur
des Knochens bei dieser Fischart

Inaugural-Dissertation

der Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg

zur

Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt von

Hermann Hübner

1960

aus Lichtenfels/Ofr.

Deutsche Akademie der Landwirtschaftswissenschaften

Berlin-Friedrichshagen 1961

Als Dissertation genehmigt
von der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Erlangen-Nürnberg

Tag der mündlichen Prüfung: 23. 11. 1960

Dekan: Universitätsprofessor Dr. G. Hesse

1. Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. W. Wunder
2. Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. H.-J. Stammer

Sonderdruck aus: Zeitschrift für Fischerei und deren Hilfswissenschaften

Band X N. F. (1961) Heft 6/7

ZEITSCHRIFT FÜR FISCHEREI UND DEREN HILFSWISSENSCHAFTEN

Herausgeber: Deutsche Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin
Chefredakteur: Professor Dr. Dr. h. c. H. H. Wundsch, Berlin-Friedrichshagen

Sonderdruck aus Band X N. F. (1961), Heft 6/7

Aus der Untersuchungsstelle für Teichwirtschaft
am Zoologischen Institut der Universität Erlangen
Leiter: Prof. Dr. W. Wunder



HERMANN HÜBNER

Die Wirbelsäule des Karpfens (*Cyprinus carpio* L.)

Ein Beitrag zum Verständnis der Feinstruktur des Knochens bei dieser Fischart

Eingegangen: 28. 12. 1960

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
Einleitung	429
Literaturübersicht	430
Material und Methode	432
I. Zur Anatomie der Wirbelsäule	433
a) Der Wirbelkörper	433
b) Die verschiedenen Wirbel in Einzeldarstellungen	439
1. Die Brustwirbelsäule	439
2. Die Lendenwirbelsäule	442
3. Die Schwanzwirbelsäule	445
4. Die Halswirbelsäule	448
c) Ergebnisse	458
II. Zur Feinstruktur des Knochens von <i>Cyprinus carpio</i> L., an der Wirbel- säule betrachtet	461
a) Die Knochenbildung auf nichtknorpeliger Grundlage	462
b) Sekundäre Umgestaltungen des Knochens	473
c) Die Knochenbildung auf knorpeliger Grundlage	482
d) Ergebnisse	485
III. a) Histologische Betrachtungen zur Deformierung von Wirbeln und zu Wirbelverwachsungen bei Wirbelsäulenverkrümmung	490
b) Ergebnisse	499
IV. Zusammenfassung	500
Literaturverzeichnis	501

Einleitung

In der älteren und neueren Literatur findet man immer wieder Beschreibungen mazerierter, verkrümmter und verkürzter Wirbelsäulen verschiedener Fischarten, wie, nur um einige Namen zu nennen, von Dorschen, Heringen, Plattfischen, Aalen, Goldfischen und Karpfen. Besonders WUNDER stand auf Grund seiner langjährigen Erfahrung mit der Karpfenzucht eine reichhaltige Sammlung derartiger Karpfenwirbelsäulen zur Verfügung. Des öfteren konnte er deshalb auf solche krankhafte Veränderungen hinweisen (WUNDER, 101, 103, 105, 106, 107).

Nirgends ist diesen besonderen Verhältnissen eine histologische Betrachtung gewidmet. Dieser Mangel war der eigentliche Ausgangspunkt der vorliegenden

Arbeit. Zunächst erwies es sich aber als unumgänglich notwendig, die anatomischen und histologischen Verhältnisse der gesunden und normalen Wirbelsäule genauer zu untersuchen. Erst von hier aus ist es möglich, krankhafte Veränderungen an der Wirbelsäule des Karpfens richtig zu verstehen und zu deuten.

Diese Erwägung war der Anlaß zu einem ausführlicheren anatomischen und histologischen Studium gesunder Wirbelsäulen aller Altersklassen von frisch geschlüpfter Dotterbrut bis zu vierjährigen, laichfähigen Tieren. Erst im Anschluß daran konnte eine Betrachtung krankhafter Veränderungen erfolgen.

Anhangsweise wurden, um das Verständnis des Knochengewebes noch zu vertiefen, die Regenerationsvorgänge am Knochen nach Brüchen beobachtet. Für diese Versuche wurden jedoch wegen ihrer leichten Zugänglichkeit Rippen ausgewählt.

Literaturübersicht

Im Schrifttum findet man schon in früheren Arbeiten Hinweise auf einzelne Teile der Wirbelsäule des Karpfens. Meistens werden sie im Zusammenhang mit vergleichend anatomischen Studien erwähnt, so in den Arbeiten von KÖLLIKER (37) und LOTZ (45) über die Schwanzwirbelsäule der Knochenfische, von BAUDELLOT (6), THILO (87), NUSBAUM (58) und CHRANILOV (15) über die Weberschen Knöchelchen, deren Entwicklung und Funktion in diesem Zusammenhang allerdings weniger interessiert. Daneben aber ist eine größere Anzahl von Veröffentlichungen über die Anatomie der Wirbelsäule anderer Cypriniden erschienen, die wertvolle Vergleiche zulassen; so von MATVEIEV (49) über die von *Scardinius erythrophthalmus* L., von SARBAHI (69) über die von *Labeo rohita* (HAM. BUCH), von WATSON (94) über die von *Carassius auratus* L., von MOOKERJEE (52) über die von *Esomus danricus* (HAM.) und von NEWAR (55) über die von *Clarius lazera* C. V. WUNDER (100) allein hat, soweit ich es feststellen konnte, die gesamte Wirbelsäule des Karpfens (*Cyprinus carpio* L.) in seiner kurzen übersichtlichen Darstellung betrachtet. Da sich diese Untersuchung nur auf makroskopische Beobachtungen an mazerierten Wirbelsäulen stützt, war es notwendig, diese anatomische Betrachtung der Wirbelsäule auf eine breitere Grundlage zu stellen, durch histologische und ontogenetisch-entwicklungsgeschichtliche Studien.

Bei der Beurteilung der histologischen Struktur des Karpfenknochens war ich im wesentlichen auf Vergleiche mit histologischen Erkenntnissen angewiesen, die schon an anderen Fischarten gewonnen waren. Nur wenige Autoren haben bei ihren oft allgemein gehaltenen Studien auch Material von *Cyprinus carpio* L. betrachtet. Da es sich bei der vorliegenden Arbeit um eine monographische Studie handelt, soll auf die Literatur, die sich ganz allgemein mit der histologischen Struktur des Fischknochens beschäftigt, nur in ihren wesentlichen Punkten hingewiesen werden. Soweit Autoren in irgendeiner Weise auch Knochen von *Cyprinus carpio* L. untersucht haben, wird an entsprechender Stelle näher darauf eingegangen.

KÖLLIKER (36) stellt in seiner Arbeit über verschiedene Typen in der mikroskopischen Struktur des Skelettes bei Knochenfischen den großen Unterschied in den Fischknochen zwischen zellenlosen und zellhaltigen Knochen fest. Er untersucht darauf hin die verschiedensten Fischarten. Dabei erwähnt er, daß *Cyprinus carpio* L. zu jenen Fischen gehört, deren Knochen sich durch den Besitz von Knochenzellen auszeichnen. Wird schon in dieser Arbeit die Unterschiedlichkeit in der Feinstruktur der Fischknochen aufgezeigt, so macht KÖLLIKER (39) in seinem Handbuch der Gewebelehre auf die große Mannig-

faltigkeit in der histologischen Struktur des Fischknochens noch bestimmter aufmerksam. Er unterscheidet:

1. Echter Knochen mit Knochenzellen;
2. Knochengewebe, das aus Zahnbein besteht, das Dentin;
3. Knochengewebe, das Zahnkanälchen und Knochenzellen enthält, das Osteodentin;
4. Knochengewebe, das weder Knochenzellen noch Zahnbeinröhrchen führt, osteoide Substanz;
5. Osteoide Substanz, die stellenweise Zahnröhrchen führt.

SCHMID-MONNARD (75) erklärt hingegen die von KÖLLIKER als Zahnbeinröhrchen aufgefaßten Bildungen als durch Sharpeysche Fasern bedingt, eine Annahme, die KLAATSCH (35) bestätigt. Weiterhin greift KLAATSCH die Frage nach dem Vorkommen Haversscher Kanäle im Fischknochen auf und findet Blutgefäße führende Kanäle. Da aber der Name „Haversscher Kanal“ an das Vorhandensein Haversscher Lamellen gebunden ist, kann er keine Anwendung finden. Nach KLAATSCH ist nur eine lamellöse Schichtung durch die tangentielle Anordnung der Zellen zur Kanalwand angedeutet.

STEPHAN (82) hingegen schreibt dem Fischknochen wiederum ein Haversches Kanalsystem zu, was von ALADYNA (1) noch einmal verneint wird. Sie stellt nur Markräume fest. Das Vorkommen Sharpeyscher Fasern ist nach ihr ein weitverbreitetes Kennzeichen bei Knochenfischen. Weiterhin glaubt ALADYNA zwei Knochenzellformen unterscheiden zu können, nämlich runde und länglichspindelförmige. TRETJAKOFF und CHINKUS (90) bestreiten das Vorkommen zweier Arten von Knochenzellen und führen dieses Ergebnis von ALADYNA auf verschiedene durch die Knochenzellen gelegte Schnittrichtungen zurück. In der Klassifikation der Arten des Knochengewebes folgt TRETJAKOFF im wesentlichen KÖLLIKER. Er unterscheidet aber nur:

1. echte Knochen mit Knochenzellen,
2. osteoide Substanz,
3. Pseudodentin mit und ohne Knochenzellen.

Er verwirft dabei die beiden Begriffe des Dentinknochens und des Osteodentins, da die „Zahnbeinröhrchen“ KÖLLIKERS von unverkalkten Sharpeyschen Fasern hervorgerufen werden und es sich im übrigen aber um osteoide oder echte Knochensubstanz handelt. Da ohne Zweifel bei diesem Gewebe eine äußerliche Ähnlichkeit mit dem Dentin besteht, schlägt er vor, es als Pseudodentin zu unterscheiden, das zellenlos oder zellenhaltig sein kann.

WHEELER (99) schließlich untersucht ein epiphysenartiges Knochenwachstum der Kiemenbögen. Er unterscheidet dabei in dem diesem Wachstum zugrunde liegenden Knorpel drei Zonen:

1. die Zone undifferenzierter Knorpelzellen,
2. die Zone abgeflachter und sich vermehrender Knorpelzellen,
3. die Zone hypertrophierter Knorpelzellen.

Haben bisher die verschiedenen Autoren dem Knochen des Karpfens (*Cyprinus carpio* L.) kein besonderes Augenmerk gewidmet, so tut das WISNIOWSKI (98) in seiner Arbeit über den Aufbau der Knochen des Innenskeletts bei Cypriniden. Er untersucht in den wenigen Seiten, die er dem Knochengewebe des Karpfens widmet, histologische Schnitte durch Rippen, Kiemenbögen, Knochenplatten des Schultergürtels und Wirbelknochen von 35 cm langen Tieren. Er bestätigt dabei im wesentlichen die von TRETJAKOFF (88) und TRETJAKOFF und CHINKUS (90) schon bei anderen Fischarten gefundenen Ergebnisse. Am Aufbau des Knochens sind nach ihm zwei Gewebeformen beteiligt, der Periost- oder Faserknochen und der Markknochen. Der

Periostknochen stellt das wesentliche Bauelement dar, während der Markknochen in konzentrischer Schichtung die Markhöhlen umgibt und den weit kleineren Anteil des Knochengewebes stellt. Die vorhandenen Gefäßkanäle deutet er als Primitivanlagen Haversscher Kanäle, da im polarisierten Licht „ein Wechsel der hellen und dunklen Ringe, charakteristisch für den Schichtenwechsel der Fibrillen bei den Haversschen Lamellensystemen, fehlt“. Mit diesen Feststellungen entwirft er ein Strukturbild des Knochens, ohne aber auf die am Knochenaufbau beteiligten Zellelemente und ohne auf ursächliche Zusammenhänge einzugehen.

RANNAK (65), wie WISNIOWSKI aus der gleichen Schule von v. EGGE-LING, untersucht in gleicher Weise das Knochengewebe verschiedener Percidae.

Die sich wieder allgemein mit Fischknochen beschäftigende Arbeit von BLANC (9) schreibt in bestimmten Fällen Osteoblasten, wie schon vorher die von PRENANT (63), eine knochenauflösende Wirkung zu. BERNHAUSER (7) untersucht nur Knochenschliffe verschiedener Fischarten und glaubt beim Karpfenknochen zwei verschiedene Knochenzellarten feststellen zu können.

Die polarisationsoptischen Untersuchungen von WIENS (97), die ebenfalls zum Teil am Knochen des Karpfens vorgenommen wurden, werden, wie manche andere Arbeiten, an entsprechender Stelle noch der Erwähnung bedürfen.

Material und Methode

Zur Untersuchung gelangten Fische aller Altersklassen von frisch-geschlüpfter, etwa drei Stunden alter und 4 mm langer Karpfenbrut, bis zu dreisömmrigen und etwa 30 cm langen Tieren. Auch ein laichfähiges Tier von 38 cm Länge stand mir zur Verfügung.

Die Fixierung des Materials erfolgte in 9%iger Formalinlösung und Bouin, die Entkalkung, die bei Fischen von 15 mm Länge an notwendig wurde, in 5%iger Salpetersäure oder in 5%iger Trichloressigsäure. Die Einbettung erfolgte über Methylbenzoat und Benzolparaffin in Paraffin. Um ein Austrocknen des dichten Knochengewebes während des Vorgangs der Durchtränkung mit Paraffin im Wärmeschrank zu verhindern, wurde das Gewebe zunächst für zwölf Stunden in Paraffin von niedrigem Schmelzpunkt (44°) übertragen. Damit sollte vermieden werden, daß das Intermedium rascher verdunstet als Paraffin nachdringen kann und damit das Präparat austrocknet. Darauf verblieben die Gewebestückchen mehrere Tage in Paraffin mit einem Schmelzpunkt von 48°. Dann erst wurden sie für zwölf Stunden in Paraffin mit einem Schmelzpunkt von 58° übertragen und darin auch endgültig eingebettet.

Neben Paraffinschnitten von 6 μ bis 10 μ Dicke wurden auch Gefrierschnitte von 10 bis 15 μ Dicke mit dem Kohlensäuregefrieremikrotom angefertigt. Diese Methode ist besonders geeignet, sich rasche Überblicke zu verschaffen, ohne den besonders bei Knochen länger dauernden Vorgang des Einbettens in Paraffin abwarten zu müssen. Gefärbt wurde mit Hämatoxylin-Eosin nach DELA-FIELD, Azan nach HEIDENHAIN, mit der Thionin-Pikrinsäuremethode nach SCHMORL und mit der Orceinmethode nach (TAENZER-)UNNA.

Weiterhin sind mit größerer Mühe Knochenschliffe gelungen. Die bei ROMEIS (68) von WEIDENREICH empfohlene Methode zur Herstellung von Knochenschliffen mit Hilfe fein pulverisierten Bimssteines erwies sich als unbrauchbar, da sich die kleinen Gesteinssplitter in das verhältnismäßig weiche

Knochengewebe des Fisches eindrückten und daraus schlecht entfernen ließen. Der Schliff erfolgte deshalb zunächst auf einer feinkörnigen Karborundscheibe. Mit einer mattierten Glasscheibe wurde nachgeschliffen. Die Herstellung solcher Schläffe erfordert jedoch etwas Geduld, da sie kurz vor ihrer Brauchbarkeit leicht zerbrechlich werden. Schließlich gelangte noch eine Vielzahl skeletierter Wirbelsäulen zur Untersuchung.

An dieser Stelle sei mir gestattet, meinen Dank nicht nur für die Beschaffung des Materials und Überlassung dieser Arbeit, sondern besonders für das großzügige Entgegenkommen und die lebenswürdige Hilfe meines verehrten Lehrers, Prof. Dr. W. WUNDER, auszudrücken. Gleichfalls schulde ich Dank dem Wohlwollen, das mir von Prof. Dr. H. J. STAMMER und Prof. Dr. W. NEUHAUS entgegengebracht wurde.

I. Zur Anatomie der Wirbelsäule

a) Der Wirbelkörper

Bevor die Wirbelsäule in ihren einzelnen Abschnitten beschrieben wird, soll zunächst versucht werden, den Grundtyp des Wirbelkörpers herauszustellen, wie er nicht nur während früher Entwicklungsstadien, sondern auch bei erwachsenen Tieren in allen Wirbeln verwirklicht ist.

Der ontogenetische Ausgangspunkt der Wirbelsäule ist die Chorda dorsalis, die bei frischgeschlüpfter Dotterbrut von 4 bis 4,5 mm Länge als erstes Stützelement auftritt. Sie stellt einen geraden elastischen Stab dar, der den ganzen Fischkörper vom Primordialcranium bis zum Schwanz durchzieht, in der Leibeshöhle leicht dorsalwärts gekrümmt ist und an seinen beiden Enden leicht zugespitzt ist. Ihr Durchmesser, gemessen in Höhe der Leibeshöhle, von etwa 100 μ , ist im Verhältnis zum Durchmesser des Fischkörpers, ohne Berücksichtigung des Dottersackes, von etwa 300 μ , sehr groß. Bereits bei 8 mm langen Fischen entwickeln sich die knorpeligen Anlagen der oberen Bögen der Halswirbelsäule und der Hypuralia des hinteren Abschnittes der Schwanzwirbelsäule. Bei 15 mm langer Brut ist die erste dünne perichordale Knochenlamelle in den vertebralen Abschnitten der Chorda entstanden und schon bei etwa 14 Tagen alten und 20 mm langen Tieren tritt der zu beschreibende Wirbelkörper in seiner typischen Form auf.

Der perichordal gebildete Teil des Wirbelkörpers, der das Wirbelkörperzentrum darstellt, hat die Form einer um die Chorda liegenden doppelkegelförmigen oder sanduhrförmigen Knochenhülle (Abb. 1). Von seinen cranialen und caudalen Enden her nimmt die Dicke des knöchernen Kegelmantels zur Mitte hin immer mehr ab und zwar soweit, bis in der Spitze des Doppelkegels, das heißt also in der Mitte des Wirbels, nur noch eine dünne Knochenlamelle erkennbar ist. Schon jetzt soll darauf hingewiesen werden, worauf diese Erscheinung zurückzuführen ist. Die, die Knochensubstanz abscheidenden Osteoblasten sammeln sich schon bei 15 mm langer Brut intervertebral, das heißt also an den cranialen und caudalen Enden des Wirbelkörpers an, um dort das Wachstum stark zu fördern. Intravertebral dagegen findet man nur eine Schicht dem Knochen ganz flach anliegender Osteoblasten. Das gesamte Wachstum des Wirbelkörperzentrums erfolgt deshalb nahezu ausschließlich durch Zuwachs an den cranialen und caudalen Enden. Auf diese Art des Zuwachses ist auch die an mazerierten Wirbeln erkennbare konzentrische Schichtung von stark und weniger stark durchscheinenden Knochenlamellen zurückzuführen. Offensicht-

lich ist der durchscheinende Knochen weniger stark verkalkt. Er müßte bei kälterer Witterung entstanden sein, wenn die Fische weniger Nahrung zu sich nehmen und dem Aufbau des Knochens weniger Kalk zur Verfügung steht (Abb. 12). Tatsächlich kann man bei einem Tier, das beispielsweise drei Winter

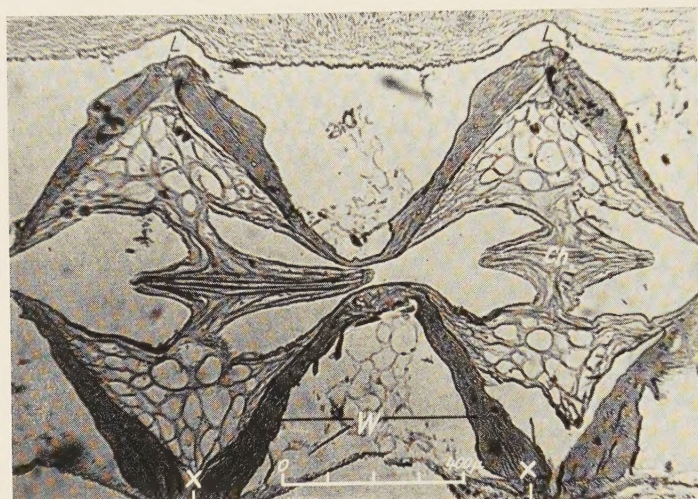


Abb. 1 Ein Längsschnitt durch einen Schwanzwirbel eines 70 mm langen Karpfens, auf dem die Sanduhrform des Wirbelkörperzentrums W deutlich wird. Der Wirbelkörper reicht von x — x. Ch: Chordagewebe, L: Zwischenwirbelligament.

erlebt hat, drei derartige hellere Zuwachsstreifen im entsprechenden Abstand voneinander finden. Ohne Zweifel handelt es sich bei diesen schmalen Zuwachsstreifen um den im Winter gebildeten Knochen. Weniger deutliche und noch schmalere, hell durchscheinende Zuwachsstreifen im Bereich des im Sommer gebildeten Knochens weisen daraufhin, daß die Nahrungsaufnahme und damit der Verkalkungsgrad auch im Sommer Schwankungen unterworfen ist. Bei Fischen, die sofort nach der Überwinterung daraufhin untersucht wurden, trat erwartungsgemäß der letzte auffallende durchscheinende Zuwachsstreifen an den Enden der perichordalen Knochenlamelle auf.

An dieser Stelle sei auch die Frage nach dem Grund für die amphizöle Form des Wirbelkörperzentrums erörtert. Zur Beantwortung bieten sich zunächst die frühzeitig sich knorpelig entwickelnden oberen und unteren Bögen an. Es wäre denkbar, daß sie die Chorda intravertebral in ihrem Wachstum hemmen und einschnüren. Intervertebral dagegen hätte sie Platz weiter zu wachsen (ALBRECHT 2). Auf die so geformte Chorda dorsalis würde sich daraufhin die Knochensubstanz der perichordalen Knochenlamelle auflagern. Dieser Annahme aber ist entgegenzuhalten, daß auch jene Wirbel eine amphizöle Gestalt annehmen, die keine knorpelig vorgebildeten obere und untere Bögen besitzen. Weiterhin ist zu bedenken, daß die intravertebralen Chordaeinschnürungen erst dann auftreten, wenn bereits eine dünne Knochenlamelle vorhanden ist. Vor ihrem Erscheinen stellt die Chorda noch ein gerades Rohr

dar, obwohl wie bemerkt, schon knorpelige Bogenanlagen entwickelt sind. Diese Beobachtungen lassen vermuten, daß die Knorpelmassen der Bögen nicht der eigentliche Grund für die amphizöle Form des Wirbelzentrums beim Karpfen sein können.

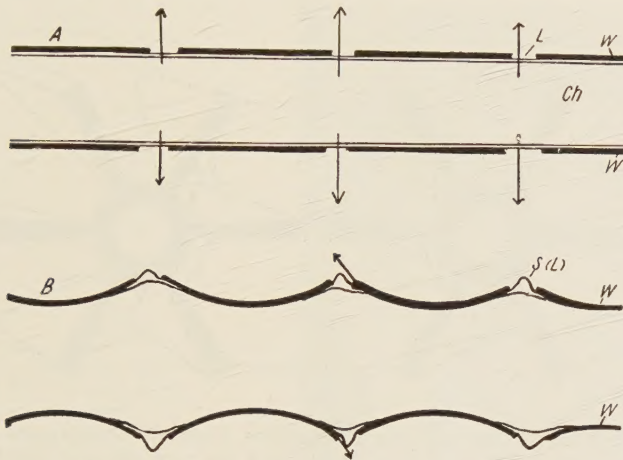


Abb. 2. Schematische Darstellung zur Ausbildung eines amphizölen Wirbelkörpers. A: Auf die Chorda dorsalis Ch sind in den vertebralen Abschnitten dünne Knochenhüllen W aufgelagert. Die Pfeile zeigen den Wachstumsdruck der Chorda an, der sich besonders in den intervertebralen unverknöcherten Abschnitten L auswirkt. B: Die Chordascheiden S sind in den intervertebralen unverknöcherten Abschnitten durch den Wachstumsdruck des Chordagewebes zwischen den Knochenhüllen hindurch vorgewölbt. Dadurch werden auch die Enden der Knochenlamellen mit aufgebogen. Die Richtung des weiteren Wachstums des Wirbelzentrums W (Pfeil), das vor allem an den Enden der jetzt etwas aufgebogenen Knochenhülle erfolgt, wird bestimmt durch die intervertebral vorgewölbten Chordascheiden, die das Zwischenwirbelligament L darstellen. Intravertebral sind die Chordascheiden S degeneriert und vielleicht in die Knochenhülle mit einbezogen.

Sucht man schon nach einer mechanistischen Erklärung dieser Eigentümlichkeit, so scheint folgende Überlegung nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen sein:

Bei 8 mm langer Brut zeigt das histologische Präparat die Chorda dorsalis als ein gerades Rohr. Sobald jedoch bei Tieren von 15 mm Länge eine dünne Knochenlamelle aufgelagert wird, ist diese im Längsschnitt an den Enden aufgebogen (Abb. 2), wodurch die Chorda intravertebral leicht eingebogen erscheint. Intervertebral, wo die Chordascheiden ständig unverknöchert bleiben, werden diese zwischen den Knochenlamellen wulstartig vorgeschoben und bilden den inneren Teil des Zwischenwirbelligamentes. Es ist leicht erklärlich, daß diese Scheiden intervertebral an den unverknöcherten Stellen durch den Wachstumsdruck der Chorda wulstartig zwischen den Knochenhüllen hindurch ausgestülpt werden. Man kann sich vorstellen, daß dabei ebenfalls die Enden der knöchernen Hüllen mit aufgewölbt werden. Diese Erklärung erfordert die Annahme, daß die junge Knochenlamelle noch eine gewisse Dehn-

barkeit besitzt. Da jedoch in diese dünne jugendliche Knochenlamelle, die noch wenig Knochenzellen eingeschlossen hat, kaum Kalksalze eingelagert sind, stößt diese Annahme auf keine Schwierigkeit. Die Richtung des weiteren Wachstums des Wirbelzentrums, das vor allem an den Enden dieser jetzt etwas

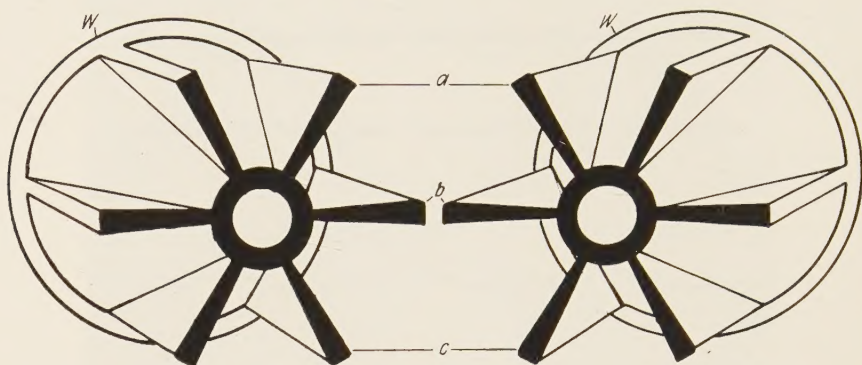


Abb. 3. Die schematisch dargestellte Grundform eines Wirbelkörpers. Er ist in der Mitte durchschnitten. Die linke Abbildung stellt die vordere, die rechte Abbildung die hintere Hälfte des Doppeltrichters W dar. a, b, c: die auf dem Wirbelkörperzentrum W aufsitzenden sechs Längsverstrebungen a, b und c. Man erkennt das Zustandekommen des sternförmigen Aussehens des Wirbelkörpers auf Querschnitten. Obere und untere Bögen sind nicht dargestellt.

aufgebogenen Knochenhülle erfolgt, — erkennbar an den Osteoblastenansammlungen — wird bestimmt durch die intervertebral vorgewölbten Chordascheiden (Abb. 2). Somit wäre der eigentliche Grund für die amphizöle Form des Wirbelkörpers im Wachstumsdruck der Chorda dorsalis zu suchen, der die Enden des Wirbelkörpers aufbiegt.

Obwohl dieser Versuch einer Erklärung einleuchtet, muß er hypothetisch bleiben. Sicherlich sind auch einfach gerichtete Wachstumsvorgänge maßgeblich daran beteiligt. Das Chordagewebe würde dann mehr oder weniger den zur Verfügung stehenden Raum passiv ausfüllen. Dem amphizölen Wirbelkörperzentrum werden gleichzeitig symmetrisch sechs Verstrebungen aufgesetzt, die dem Wirbelkörper im Querschnitt ein sternförmiges Aussehen verleihen (Abb. 3 und Abb. 4). Nebenbei sei auf die Röntgenbilder von drei normalen Lendenwirbeln hingewiesen, die aus WUNDERS Arbeit (100) entnommen sind und ebenfalls strahlige Struktur zeigen, hervorgerufen durch die oben erwähnten Verstrebungen (Abb. 5). Während sich diese Verstrebungen im Laufe der Entwicklung bald in einzelne sich verzweigende Knochenstrahlen auflösen und das Eindringen von Cavernen ihnen ein spongiöses Aussehen verleiht, bleibt das eigentliche Wirbelkörperzentrum ein kompakter Knochen (Abb. 6). Ihn durchsetzen kaum Cavernen und Blutgefäße. Dieses Wirbelkörperzentrum ist weiterhin dadurch ausgezeichnet, daß starke Bündel verkalkender Fasern kollagenen Bindegewebes als Sharpeysche Fasern vom intervertebralen Ligament aus tief in den Knochen eindringen.

Zu diesem eigentlichen Wirbelkörper hinzu treten die oberen Bögen (WUNDER 100), Neuralbögen oder Basidorsalia (SCHNAKENBECK 79), die median zum Neuralfortsatz, und die unteren Bögen oder Basiventralia, die jedoch nur in der Schwanzwirbelsäule ebenfalls median zum Hämalfortsatz

Abb. 4

Querschnitt durch den Wirbelkörper eines Schwanzwirbels bei einem 20 mm langen Karpfen. Er zeigt, wie auf das Wirbelkörperzentrum W bereits die sechs Längsverstreungen a, b und c aufgelagert werden. Ch: Chordagewebe.

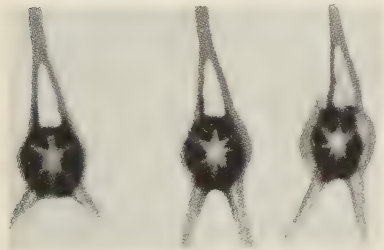


Abb. 5

Drei normale Lendenwirbel des Karpfens im Röntgenbild. „Es fallen besonders auf die Strahlen, die in gesetzmäßiger Anordnung von dem Mittelpunkt des Wirbelkörpers ausgehen“. Entnommen aus: WUNDER (1934). Die dunklen Strahlen sind bedingt durch die Längsverstreungen a, b und c.

verwachsen (Abb. 18). Soweit Basidorsalia und Basiventralia knorpelig vorgebildet werden, erscheinen sie in der ontogenetischen Entwicklung früher als der perichordale Knochenring; wird aber die knorpelige Phase übersprungen und werden sie sofort knöchern angelegt, so erscheinen sie gleichzeitig mit ihm. Abschließend sei bemerkt, daß diese Grundform des Wirbels in den verschiedenen Regionen eine mehr oder weniger der Beanspruchung entsprechende leichte Umwandlung erfährt.

Schließlich sei noch eine kurze Darstellung des Ligamentum intervertebrale oder Zwischenwirbelligamentes angefügt, ein Gewebe, das zwei benachbarte Wirbel gelenkig miteinander verbindet. Es liegt auf der Hand, daß gerade dieses Ligamentum intervertebrale für die Beweglichkeit der Wirbel gegeneinander von großer Bedeutung ist.

Noch bei 8 mm langen Fischen durchläuft die Chorda dorsalis den Fischkörper als ein gerades Rohr. An ihr kann man von außen nach innen folgende Schichten unterscheiden: 1. Das Chordagewebe, 2. das Chordaepithel, 3. die *Elastica interna*, die nach TRETJAKOFF (89) bei Teleostiern eine degenerierte

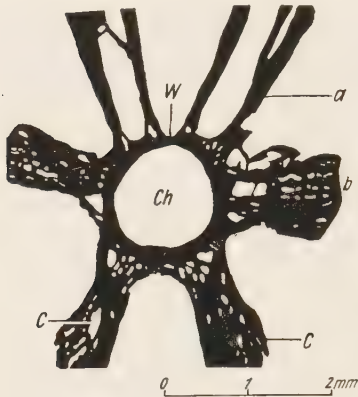


Abb. 6

Querschnitt durch einen Schwanzwirbel eines dreisömmrigen Karpfens. Während die Längsverstrebungen a, b und c ein spongiöses Aussehen erhalten durch das Eindringen von Cavernen C, bleibt das Wirbelkörperzentrum W ein kompakter Knochen, in den kaum Cavernen eindringen. Ch: Chorda dorsalis.

Bildung darstellt und beim Karpfen kaum zu erkennen ist, 4. die Faserscheide, 5. die *Elastica externa*, 6. eine Schicht, den Chordascheiden eng anliegender embryonaler bindegewebiger Zellen, die sich im Laufe der Entwicklung durch Größenzunahme zu Osteoblasten entwickeln und die Knochenmanschette abzuschneiden beginnen.

Jedoch schon jetzt kann man als erste Andeutung eines intervertebralen Ligamentes eine leichte Verstärkung der Faserscheide in den intervertebralen Bezirken feststellen, obwohl noch keine perichordale Knochenmanschette ausgebildet ist. Mit dem Auftreten der Knochenmanschette bei 15 mm langen Karpfen und mit der Ansammlung der Osteoblasten in den intervertebralen Abschnitten wird dort die Faserscheide weiter verstärkt, die *Elastica externa* ebenfalls leicht verdickt und außerhalb der letzteren ein aus kollagenen parallel verlaufenden Fasern bestehendes zellenloses Gewebe von den dort liegenden Osteoblasten ausgebildet. Diese Bündel kollagener längs verlaufender Fasern dringen beiderseits in das Wirbelzentrum ein und verbinden die beiden Wirbelkörper besonders fest miteinander (Abb. 36). Dieses Gewebe, das von v. EBNER (17) das innere Periost genannt wurde, und die Faserscheide bilden die Hauptbestandteile des intervertebralen Ligamentes. Außerhalb dieses Gewebes entwickeln sich wiederum allmählich mit dem Hinzutreten von Bindegewebszellen als deren Produkt starke Bündel kollagener parallel verlaufender Fasern. Sie ziehen ebenso vom caudalen Ende des einen Wirbelzentrums zum cranialen Ende des nachfolgenden Wirbelzentrums und dringen dort als Sharpeysche Fasern ein. Dieses Gewebe, das die typischen flachgestreckten Kerne des straffen Bindegewebes besitzt, hat nach TRETJAKOFF (89) und RAUTHER (67) keinen wesentlichen Anteil am Zwischenwirbelligament (Abb. 36 und Abb. 37). Auf Grund der Struktur der verschiedenen Bestandteile des Zwischenwirbelligamentes hat TRETJAKOFF (89) auf seine funktionelle Bedeutung für die Teleostier im allgemeinen geschlossen: „Die Faserscheide ist durch Umwandlung in ein basophiles Gallertgewebe (oder

Chondroidgewebe) leicht kompressibel geworden und läßt Ablenkungen des Wirbelkörpers von der Richtung der Längsachse des Körpers ausführen. Die nach außen stark konvexe äußere elastische Membran wirkt als starke Sprungfeder, und bringt nach der Ablenkung den Wirbelkörper in eine neutrale Lage zurück. Die innere elastische Membran“ (die, ebenfalls nach TRETJAKOFF [89], bei Teleostiern eine degenerierte Bildung darstellt und aus einem Netz von unregelmäßig geformten Balken oder von feinen Fasern besteht) „mit den inneren elastischen Elementen der Faserscheide verhindert das übermäßige Zusammenpressen des Ringbandes.“

b) Die verschiedenen Wirbel in Einzeldarstellungen

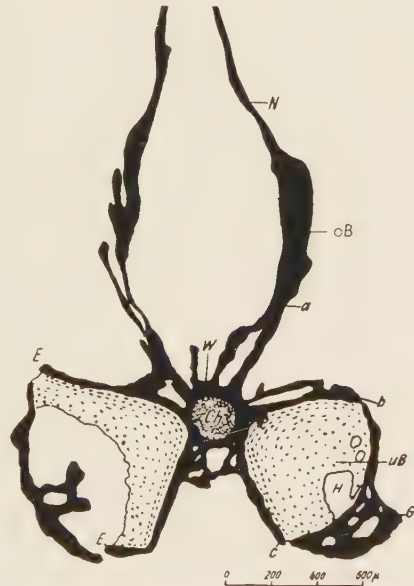
Obwohl sich natürlicherweise anbietet, die Beschreibung der einzelnen Wirbelsäulenbezirke mit der Halswirbelsäule zu beginnen, sei mir gestattet, zunächst die Brust-, Lenden- und Schwanzwirbelsäule zu schildern, da sich von hier aus die komplizierteren Verhältnisse in der Halswirbelsäule leichter verstehen lassen.

1. Die Brustwirbelsäule

Der typische Brustwirbel zeigt die gut ausgebildete amphizöle Form des Wirbelzentrums. Die sechs symmetrisch angeordneten Verstrebungen sind ebenfalls deutlich erkennbar. Er zeichnet sich jedoch dadurch aus, daß die Basen der oberen Bögen nicht mehr wie die der noch zu beschreibenden Hals-

Abb. 7

Querschnitt durch einen Brustwirbel eines 70 mm langen Karpfens. In der Brustwirbelsäule werden die oberen Bögen oB sofort auf bindegewebiger Grundlage knöchern angelegt. Sie sitzen den Längsverstrebungen a auf. Zwischen den Längsverstrebungen b und c sind sicher die knorpeligen unteren Bögen (Gelenkkörperchen) uB eingebettet. Sie bilden keinen Hämalfortsatz aus, sondern distal eine knöcherne Gelenkfläche G für den Rippenansatz. Der Hohlraum H entsteht im Zuge der enchondralen Verknöcherung, die von distal nach proximal fortschreitet. Proximal bleibt stets ein Bezirk jugendlicher teilungsfähiger Knorpelzellen erhalten, von dem aus die Knorpelmasse wächst. Ch: Chorda dorsalis, W: Zentrum des Wirbelkörpers, N: Neuralfortsatz, E: epiphysenartige Fuge, die das Wachstum des Gelenkkörperchens ermöglicht.



wirbel knorpelig vorgebildet werden, sondern wie ihr langer Dornfortsatz sofort auf bindegewebiger Grundlage verknöchern (Abb. 7). Eine Ausnahme allerdings stellt der erste Brustwirbel dar. Die Basen der oberen Bögen sind bei ihm noch vollständig knorpelig angelegt. Die Basisdorsalia und die Basis-

ventralia verschmelzen dabei unter Unterdrückung der Längsverstrebung b (Abb. 8) zu einer Einheit. Man kann somit bei den Basen der oberen Bögen (Basidorsalia) eine von cranial nach caudal zunehmende Neigung zum Überspringen der knorpeligen Phase feststellen.



Abb. 8

Querschnitt durch den ersten Brustwirbel eines 31 mm langen Karpfens. Die oberen Bögen oB und unteren Bögen uB sind knorpelig ausgebildet. Die beiden Knorpelmassen verschmelzen, wobei die Längsverstrebung b unterdrückt wird. a, c: Längsverstrebungen a und c. N: Neuralfortsatz, W: Wirbelkörperzentrum, Ch: Chorda dorsalis, G: Gelenkfläche für den Ansatz der Rippe, E: epiphysenartige Fugen.

Aus der zunehmenden Abplattung der Wirbelkörperzentren und der Verbreiterung der Dornfortsätze von hinten nach vorne ist eine Abnahme der Beweglichkeit abzuleiten (WUNDER 100).

Als weitere Bestandteile der oberen Bögen treten noch zwei Paar Gelenkfortsätze auf. Die am cranialen Ende des Wirbels vorhandenen Gelenkfortsätze, die auch Präzygapophysen genannt werden, entstehen als Auswüchse der oberen Bögen. Die am caudalen Ende des Wirbelkörpers vorhandenen Gelenkfortsätze, die auch Postzygapophysen genannt werden, entstehen als knöcherne Fortsätze des Wirbelkörpers. Nach WUNDER (100) sollen die letzteren den verkümmerten zweiten oberen Bögen entsprechen und die Aufgabe der Bewegungshemmung übernommen haben. Die bewegungshemmende Funktion dieser Gelenkfortsätze wird vor allen Dingen an den Präzygapophysen der vorderen vier Brustwirbel augenfällig, da sie sich seitlich an den breiten Dornfortsatz des vorhergehenden Wirbels anschmiegen. In der hinteren Brustregion dagegen liegen jeweils die Postzygapophysen des vorhergehenden Wirbels den Präzygapophysen des nachfolgenden Wirbels gegenüber (Abb. 9). Sie sind miteinander gelenkig durch straffes Bindegewebe verbunden und dienen somit als weitere gelenkige Verbindung zwischen zwei Wirbeln. Die Basen der unteren Bögen (Basiventralia) oder Gelenkkörperchen nach WUNDER (100) sind in ihrer typischen Lage zwischen den Längsverstrebungen b und c (Abb. 7) des Wirbelkörpers knorpelig vorhanden. Sie bilden jedoch keinen Hämalfortsatz aus, sondern an ihren distalen Enden eine sich sofort knöchern entwickelnde Gelenkfläche. An dieser Gelenkfläche sitzen echte untere Rippen an (Abb. 10). Da in diesem Zusammenhang die Entwicklung der Rippen nicht interessiert, ist nur wichtig zu wissen, daß diese Rippen eigenständige Bildungen darstellen, die mit den unteren Bögen gelenkig verbunden sind. Sie erfüllen damit die Definition, die EMELIANOV (20) durch ausgedehnte Studien an Fischrippen für echte untere Rippe gewonnen hat. Die

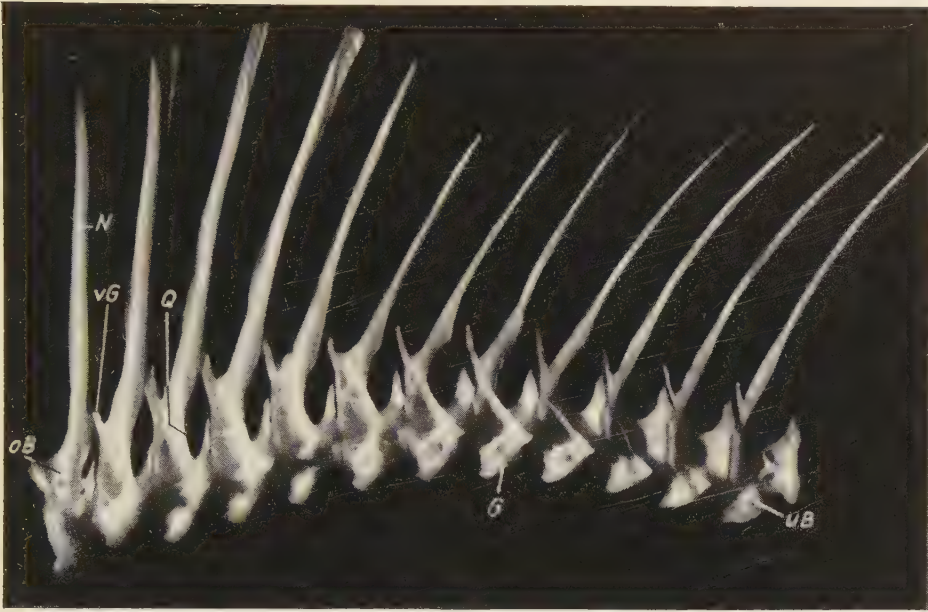


Abb. 9 Die elf Wirbel der Brustwirbelsäule von der Seite aufgenommen. Man erkennt, wie die unteren Bögen (Gelenkkörperchen) uB von hinten nach vorne zu größer werden, um den ebenfalls größer werdenden Rippen eine genügend große Gelenkfläche G zu bieten. Während bei den letzten drei Wirbeln das Gelenkkörperchen noch sicher zwischen den Längsverstreben b und c eingebettet ist, ragt es bei den vorderen Wirbeln über die Längsverstrebung b hinaus. Um diesen herausragenden Teil eine Stütze zu geben, wird eine Querstrebe Q erforderlich, die den Hohlraum zwischen den Längsverstreben a und b durchsetzt. Mit dem Größerwerden dieser Querstrebe Q wird es nötig, auch diese zu verstreben. Der erste Brustwirbel erhält dadurch ein kompakteres Aussehen, daß nicht nur der Hohlraum zwischen den Längsverstreben b und c von dem knorpeligen Gelenkkörperchen, sondern auch der Hohlraum zwischen den Längsverstreben a und b durch die hier knorpelig ausgebildete Basis des oberen Bogens oB ausgefüllt ist. Die bewegungshemmende Bedeutung der Präzygapophysen vG wird in der vorderen Region der Brustwirbelsäule dadurch deutlich, daß sie sich eng an die verbreiterten Neuralfortsätze N seitlich anschmiegen.

Basiventralia oder Gelenkkörperchen der Brustregion stellen somit die gelenkige Verbindung zwischen dem Wirbelkörper und den Rippen her. Mit dem Größerwerden der Rippen von hinten nach vorne muß auch die Ansatzstelle der Rippen, also das Gelenkkörperchen größer werden. Solange im hinteren Teil der Brustwirbelsäule das Gelenkkörperchen noch klein bleibt (Abb. 11), ist es sicher zwischen den Längsverstreben b und c eingebettet. Da aber nach vorne zu der Wirbelkörper nicht in dem Maße an Größe zunimmt wie das Gelenkkörperchen, ragt es bald mit seiner Gelenkfläche für die Rippe über die Längsverstrebung b hinaus (Abb. 12). Um diesem herausragenden Teil ein Widerlager zu geben, wird eine von hinten nach vorn immer stärker werdende Querstrebe (Abb. 12 und Abb. 9) ausgebildet. Sie durchsetzt den Hohlraum zwischen den Längsverstreben a und b. Da auch diese Lamelle mit ihrem

Größerwerden wiederum verstrebt werden muß, erlangt der Wirbelkörper in der vorderen Region der Brustwirbelsäule ein stark spongiöses Aussehen. Die eigentliche Form des Wirbels wird daher überdeckt, ist aber auf Quer- und Längsschnitten noch zu erkennen. Der erste Brustwirbel erhält deshalb ein kompakteres Aussehen, weil nicht nur der Hohlraum zwischen den Längsverstreibungen b und c durch das Gelenkkörperchen ausgefüllt ist, sondern

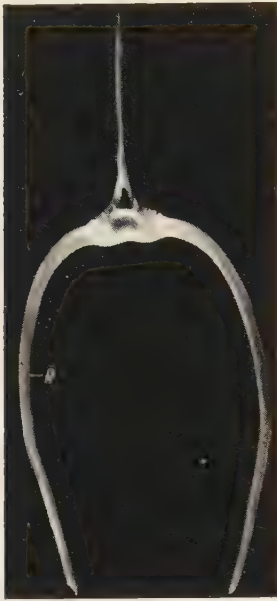


Abb. 10

Der dritte Brustwirbel
mit der vollständigen
Rippe R dargestellt.

auch der zwischen den Längsverstreibungen a und b durch die schon erwähnte hier knorpelig ausgebildete Basis des oberen Bogens (Abb. 8).

Die Brustwirbelsäule besitzt elf, im Ausnahmefalle zwölf Wirbel.

2. Die Lendenwirbelsäule

Die Lendenwirbelsäule zeichnet sich ebenso wie die Schwanzwirbelsäule durch große Beweglichkeit aus. Diese Beweglichkeit drückt sich vor allem in den schmalen Neuralfortsätzen und der stark amphizölen Form der Wirbelzentren aus. Die oberen Bögen mit ihren vorderen und hinteren Gelenkfortsätzen unterscheiden sich in nichts von denen der Brustwirbel. Auch werden sie sofort auf bindegewebiger Grundlage knöchern angelegt. Bei den Basen der unteren Bögen ist jetzt gleichfalls wie vorher in der Brustwirbelsäule bei den Basen der oberen Bögen eine Reduktion des Knorpels bis zum Verschwinden festzustellen. Mit dem Beginn der Lendenwirbelsäule treten somit in der Regel auch in den unteren Bögen — sie werden hier auch Hämalbögen genannt — keine Knorpelherde mehr auf. Der Übergang von der Brustwirbelsäule zu den knöchern angelegten Basiventralia oder Hämalbögen der Lendenwirbelsäule ist im allgemeinen so plötzlich, daß man die letzteren zunächst

nicht für Abkömmlinge der Gelenkkörperchen, sondern für eine der Lenden- und Schwanzwirbelsäule zukommende Neubildung hält. Einige Ausnahmen jedoch bestätigen, daß es sich bei diesem Übergang tatsächlich nur um ein Überspringen der knorpeligen Phase handeln kann. Bei daraufhin untersuchten Skeletten trat bei etwa 15⁰ folgende Unregelmäßigkeit am ersten Lendenwirbel ein:



Links:

Abb. 11 Der zehnte Brustwirbel von vorne aufgenommen. Die Gelenkkörperchen uB sind noch klein und sicher zwischen den Verstrebungen b und c eingebettet. N: Neuralfortsatz, vG: Präzygapophyse, hG: Postzygapophyse, W: Wirbelkörper, G: Gelenkfläche des unteren Bogens uB für den gelenkigen Ansatz der Rippe.

Rechts:

Abb. 12 Der dritte Brustwirbel von vorne aufgenommen. Q: Querstrebe, die notwendig wird, um dem verhältnismäßig groß ausgebildeten Gelenkkörperchen in der vorderen Region der Brustwirbelsäule eine Stütze zu geben. G: Gelenkfläche für den Ansatz der Rippe, R: proximaler Abschnitt der Rippe, W: Wirbelkörper, N: Neuralfortsatz, oB: oberer Bogen, uB: unterer Bogen (Gelenkkörperchen), Sch: konzentrische Schichtung von stark und weniger stark durchscheinenden Knochenlamellen.

Während auf der einen Seite des Wirbels ein Gelenkkörperchen zu finden war, war auf der anderen Seite ein in der Form und der knöchernen Anlage für die Lendenwirbelsäule typischer Hämalbogen ausgebildet (Abb. 13).



Abb. 13

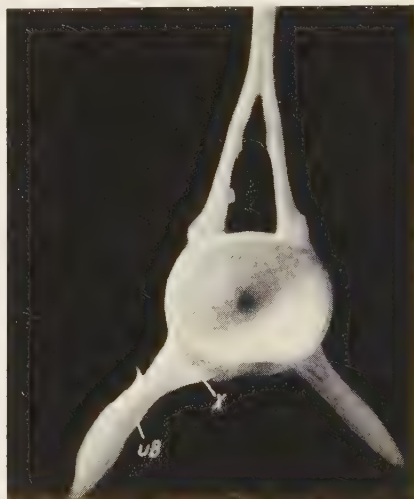
Der erste Lendenwirbel von vorne aufgenommen. Während der linke untere Bogen uB noch ein ausgesprochenes Gelenkkörperchen darstellt, ist das distale Ende des rechten unteren Bogens bereits zu einem Hämalbogen ausgewachsen. Die epiphysenartige Fuge X läßt erkennen, daß auch die Basis dieses Bogens knorpelig angelegt ist. oB: oberer Bogen, W: Wirbelkörper.

Den gültigeren Beweis jedoch bringt an wenigen Wirbelsäulen folgende Beobachtung:

Der erste Lendenwirbel besitzt die für ihn in der Form typischen Hämalfortsätze (Abb. 14). Bei näherer Betrachtung stellte es sich allerdings heraus,

Abb. 14

Der erste Lendenwirbel von vorne aufgenommen. Er besitzt zwei für die Lendenwirbel typische Hämalbögen uB. Bei näherer Betrachtung jedoch ist bei X eine epiphysenartige Fuge zu erkennen, die darauf hinweist, daß die Basis des linken Bogens knorpelig angelegt ist. Diese Tatsache erweist, daß die Hämalbögen der Lendenwirbelsäule identisch mit den unteren Bögen der Brustwirbelsäule sind und lediglich die knorpelige Phase reduzieren bzw. überspringen.



daß die Basis des einen oder sogar beider Hämalbögen knorpelig angelegt ist (Abb. 15).

Ob, wie SCHEEL (74) und WUNDER (100) behaupten, mit diesen Hämalfortsätzen Rippen verschmolzen sind, ist umstritten (RAUTHER 67). Nach

EMELIANOV (20) werden untere Rippen stets getrennt von den Basiventralia angelegt. Hier aber handelt es sich eindeutig, wie auf histologischen Serienquerschnitten nachgewiesen werden konnte, um das Auswachsen des distalen

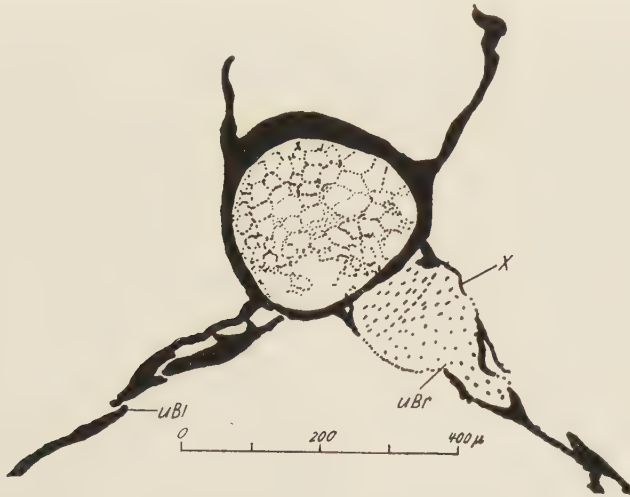


Abb. 15 Querschnitt durch den ersten Lendenwirbel eines 31 mm langen Karpfens. Während der linke untere Bogen uBl keine knorpelige Basis besitzt, wird die Basis des rechten unteren Bogens uBr noch knorpelig angelegt. x: epiphysenartige Fuge.

Endes der Basiventralia. Bei den Gelenkkörperchen der Brustwirbel ist dieses knöcherne distale Ende als Gelenkfläche für die Rippen ausgebildet. Demnach wären die Rippen eine Besonderheit der Brustwirbelsäule, die zum Schutze der Leibeshöhle notwendig wird.

Verfolgt man die Lendenwirbelsäule weiter nach hinten, so wird die immer stärker auftretende Neigung zur Verschmelzung des rechten und linken Ventralbogens in der Medianen deutlich (Abb. 16), um schließlich mit dem Beginn der Schwanzwirbelsäule einen gemeinsamen Hämalfortsatz auszubilden (WUNDER 100). Auch dieses Verhalten spricht gegen die Annahme einer Verschmelzung von Rippen mit den Hämalbögen. Als weiteres Element treten in der Lendenwirbelsäule ventrale hintere Gelenkfortsätze auf, die von cranial nach caudal an Größe zunehmen (Abb. 17).

3. Die Schwanzwirbelsäule

Die Wirbel der Schwanzwirbelsäule unterscheiden sich mit Ausnahme der drei letzten Schwanzwirbel nicht wesentlich von denen der Lendenwirbelsäule. Wie schon erwähnt, verwachsen die Hämalbögen median und bilden einen Hämalfortsatz aus. Dazu treten jetzt auch ventrale vordere Gelenkfortsätze (Abb. 19).

Die drei letzten Schwanzwirbel bedürfen insofern einer besonderen Betrachtung, als sich ihre Neural- und Hämalfortsätze stark verbreitern, um der

Muskulatur für die Schwanzflosse eine genügend große Ansatzfläche zu bieten (Abb. 19). Während die Wirbelkörper der beiden vorletzten Schwanzwirbel noch normal ausgebildet sind, ist beim letzten Wirbel nur noch der vordere Teil des Doppeltrichters richtig zu erkennen. Der hintere Teil dagegen ist stark

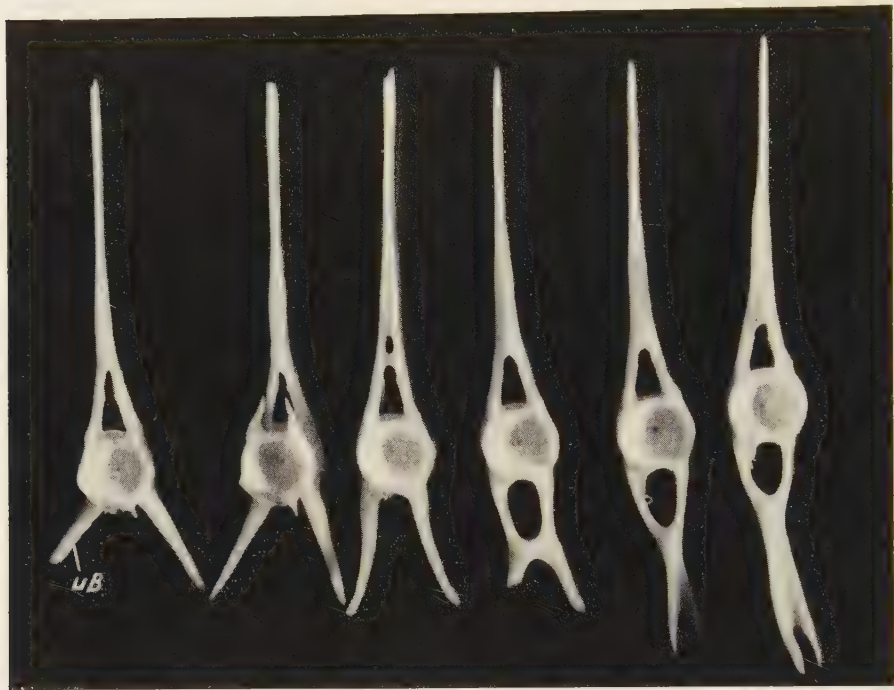


Abb. 16 Die sechs Wirbel der Lendenwirbelsäule von hinten aufgenommen. Die unteren Bögen uB zeigen die Neigung, in der Lendenwirbelsäule von vorne nach hinten in zunehmendem Maße zu verschmelzen. Ein gemeinsamer Hämalfortsatz wird noch nicht ausgebildet.

reduziert und nach oben dem Verlauf der Chorda dorsalis entsprechend — sie ist in der Gegend der Schwanzflosse schon bei 8 mm langen Tieren nach dorsalwärts gekrümmt — aufgebogen. Fernerhin verschmilzt dieser Teil des letzten Wirbels mit einem, dem letzten Abschnitt der Chorda dorsalis folgenden Deckknochen, dem Urostyl. Dieses Urostyl soll nach den vergleichend anatomischen Untersuchungen durch KOELLIKER (37) und SCHNAKENBECK (79) das Verschmelzungsprodukt mehrerer nicht vollständig ausgebildeter Wirbel sein. Danach wären die ventral von der Chorda dorsalis liegenden als Hypuralia bezeichneten breiten Knochenplatten als die unteren Bögen und Hämalfortsätze dieses Verschmelzungsproduktes zu deuten. Die über der Chorda dorsalis liegenden, als Epuralia bezeichneten Knochenplatten, sind analog als die oberen Bögen mit ihren Neuralfortsätzen zu betrachten. An die Uralia schließen sich distal die Flossenstrahlen der Schwanzflosse an. Wie jedoch ein Vergleich mit der unpaarigen Rückenflosse und Afterflosse zeigt, schließen sich die Flossen-

strahlen niemals unmittelbar an die Neuralfortsätze, sondern an Flossenträger an. Es ist deshalb anzunehmen, daß die Flossenträger der Schwanzflosse mit den jeweiligen Neural- bzw. Hämalfortsätzen des Urostyls und der letzten drei Wirbel zu den Uralia verschmolzen sind. Als Beweis dafür kann weiterhin



Abb. 17 Die sechs Wirbel der Lendenwirbelsäule von der Seite aufgenommen. Die Postzygapophysen hG des vorhergehenden Wirbels stehen den Präzygapophysen vG des nachfolgenden gegenüber und bilden eine Gelenkfläche. Auf der ventralen Seite des Wirbels sind nur Postzygapophysen ausgebildet. Die Präzygapophysen sind Auswüchse der oberen Bogen oB, die Postzygapophysen Auswüchse des Wirbelkörpers. Die letzteren sollen das zweite reduzierte Bogenpaar darstellen (WUNDER 1934).

a, b und c: die Längsverstreungen a, b und c.

gelten, daß alle Ep- und Hypuralia wie die Flossenträger der Rücken- und Afterflosse knorpelig angelegt sind, während alle Dornfortsätze auf bindegewebiger Grundlage sofort knöchern angelegt werden.

Wie schon erwähnt, erscheinen die Hypuralia in der Ontogenie sehr früh, nämlich bereits bei 8 mm langen Tieren. Das weitere Wachstum der Uralia erfolgt vorwiegend an ihrem distalen Ende, wo sich stets knorpelige jugendliche teilungsfähige Zellen erhalten. Auch hierin ist eine Übereinstimmung mit den Flossenträgern der Rücken- und Afterflosse zu erkennen.

4. Die Halswirbelsäule

Die Halswirbelsäule zeichnet sich dadurch aus, daß ihre Beweglichkeit stark vermindert ist. Dies wird nicht nur dadurch offenbar, daß die einzelnen Halswirbel, besonders der erste, „ihre amphizöle Gestalt mehr oder weniger aufgeben“ (WUNDER 100), sondern auch dadurch, daß sich Verwachsungstendenzen zeigen. So gelang es nachzuweisen, daß der zweite und dritte Wirbel zu einer untrennbaren Einheit verschmolzen sind. Weiter werden die Basen der Neuralfortsätze der gesamten Halswirbelsäule, die hier nicht zu verwechseln sind mit den Basen der oberen Bögen, als eine gemeinsame knorpelige Masse angelegt (Abb. 24). Schließlich treten noch die Knöchelchen des Weberschen Apparates in Beziehung zu den Halswirbeln. Die knorpeligen Basen der oberen und unteren Bögen sind bei allen Halswirbeln vorhanden und nehmen ihre typische Lage zwischen den Längsverstrebungen a und b einerseits und b und c andererseits ein. Es ist klar, daß diese Besonderheiten die Grundform des Wirbelkörpers weitgehend überdecken.

Das erste als Wirbel erkennbare Gebilde ist mit der Occipitalregion des Neurocraniums verwachsen. Von diesem Wirbel ist jedoch nur der hintere Teil des Doppelkegels ausgebildet (Abb. 21). Er stellt die Verbindung zwischen dem Neurocranium und der Wirbelsäule her. Auf die Verhältnisse der Occipitalregion soll hier nicht eingegangen werden. Es sei deshalb auf die Arbeit von NUSBAUM (58) verwiesen. An diesen Wirbel schließt sich der erste freie Halswirbel durch ein normal ausgebildetes Zwischenwirbelligament und durch die auch in diesen Wirbel hineinziehende Chorda dorsalis an. Der erste freie Halswirbel bildet ein flaches Scheibchen, wobei die Amphizölie im Laufe der Entwicklung besonders des vorderen Teils des Doppelkegels verlorengeht

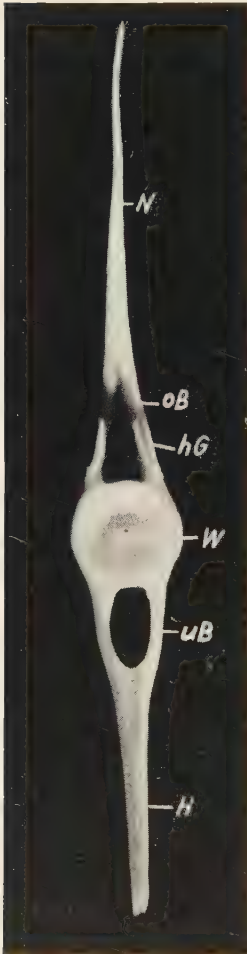


Abb. 18

Vierter Schwanzwirbel von hinten aufgenommen. H: Neuralfortsatz, oB: oberer Bogen, hG: hinterer Gelenkfortsatz (Postzygapophyse), uB: unterer Bogen, H: Hämalfortsatz, W: Wirbelkörper.

(Abb. 22). Der ganze Wirbel macht wie seine knorpelig angelegten oberen und unteren Bögen einen degenerierten Eindruck.

Zunächst scheint es, als würden dem ersten Wirbel obere Bögen völlig fehlen, weil ihre Stelle von den Weberschen Knöchelchen, Scaphium und Claustrum

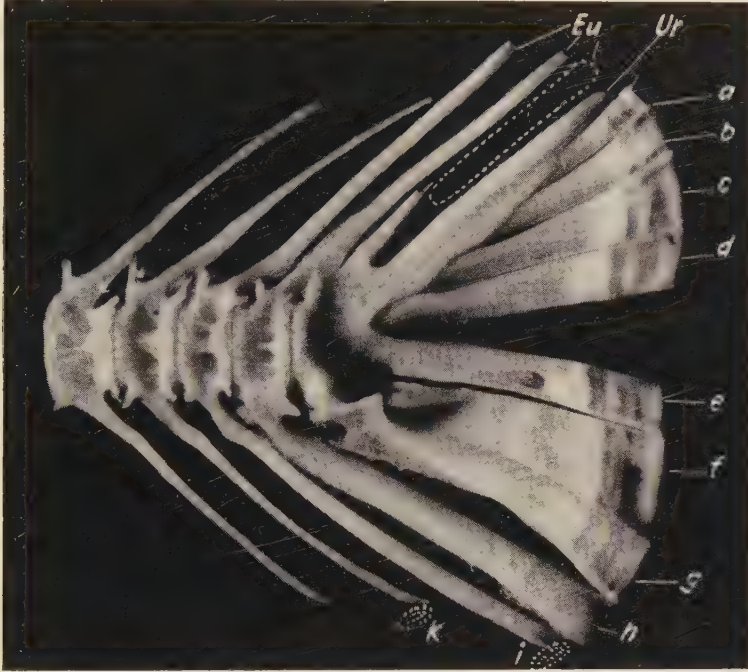


Abb. 19 Die fünf letzten Schwanzwirbel von der Seite aufgenommen. Die drei letzten Schwanzwirbel zeigen die Besonderheit, daß ihre Dornfortsätze mit den Flossenstrahlenträgern verschmolzen sind. Sie bilden eine Ansatzfläche für die Muskulatur für die Schwanzflosse. Sie werden oberhalb der Chorda Epuralia Eu und unterhalb der Chorda Hypuralia (a—k) genannt und knorpelig angelegt. Die gestrichelte Linie zeigt die Lage eines frei in der Muskulatur liegenden weiteren Epurale an. Ur: Urostyl, ein der Chorda aufliegender Deckknochen, der mit dem letzten Wirbel, bei dem nur der vordere Teil des Doppeltrichters gut ausgebildet ist, verschmolzen ist. Die vier Hypuralia a—d sitzen locker der Chorda dorsalis an. Die punktierten Flächen stellen zwei bei der Präparation verlorengegangene akzessorische Knorpelstücke dar.

eingenommen ist. Es zeigt sich aber im histologischen Präparat, daß die Basis des Claustrum dem mit dem Claustrum verwachsenen Basidorsale entspricht. Diese knorpelige Basis besteht aus zwei getrennten Knorpelteilen, wobei der untere Teil den oberen halbmondförmig umgreift. Dieses untere akzessorische Element soll nach MATVEIEV (49), der Untersuchungen bei *Scardinius erythrophthalmus* L. angestellt hat, dem zweiten oberen Bogen des ersten Wirbels, dem sogenannten Cranialbogen entsprechen (Abb. 24). Der obere Bogen, der

also beim ersten Wirbel aus den beiden eben geschilderten knorpeligen Basen, dem Claustrum und dem Scaphium gebildet wird, wird dorsalwärts median von einem Knorpelstück abgeschlossen, das einen kleinen knöchernen Dornfortsatz ausbilden kann. Dieses Knorpelstück, die Basis des Dornfortsatzes des

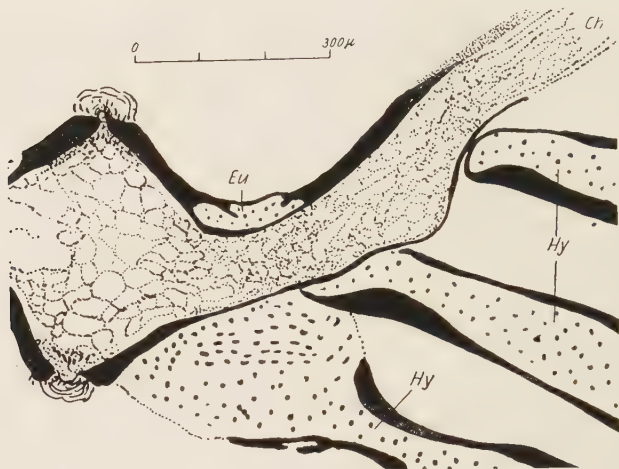


Abb. 20 Längsschnitt durch den letzten Schwanzwirbel. Man erkennt den gut ausgebildeten Teil des vorderen Wirbelkörpers, während sein hinterer Teil dem Verlauf der Chorda Ch entsprechend dorsalwärts aufgebogen ist. Hy: Hypuralia, Eu: Basis eines Epurale.

Wirbels, ist ein Teil der oben erwähnten einheitlichen knorpeligen Masse, die die verschmolzenen Basen der Dornfortsätze der vier Halswirbel darstellt. Diese Knorpelmasse bildet somit ein einheitliches Dach zum Schutz des Neuralrohres in der Halswirbelsäule (Abb. 24). Die Basiventralia sind nur noch im histologischen Präparat als kleine Knorpelreste zu erkennen. Jedoch trägt der Wirbelkörper seitlich zwei kurze auf bindegewebiger Grundlage knöchern angelegte Fortsätze (Abb. 22). Ähnliche Fortsätze, sie sind nur weit länger ausgebildet, trägt auch der folgende zweite Wirbel (Abb. 25). Über die Natur dieser Fortsätze besteht große Unklarheit. NUSBAUM (58) und WUNDER (100) deuten sie als untere Rippen dieser Wirbel. Dem ist jedoch entgegenzuhalten, daß nach EMELIANOV (20) untere Rippen bei Teleostiern stets als selbständige Gebilde entstehen. Da der Fortsatz des zweiten Wirbels ganz eindeutig im Horizontalseptum liegt, deutet sie WATSON (94), der seine Studien am Goldfisch machte, als obere Rippen. Wiederum aber kann es sich nach EMELIANOV (20) nicht um obere Rippen handeln, da die letzteren mit ihrer Entwicklung im distalen Teil des Horizontalseptums beginnen müßten und erst später Anschluß an die Wirbelsäule gewinnen könnten SÖRENSEN (81) bezeichnet sie einfach als verknöchernde Sehne.

Für die Klärung könnte folgende Beobachtung von MATVEIEV (49) an Sagittalschnitten einer späten Larve von *Amia calva* L. wichtig sein. Hier zeigt sich nämlich, daß sich die Basiventralia in einen oberen Teil, die Parapophysen

und einen unteren Teil, die Hämapophysen teilen können. Es wäre also denkbar, daß der oben beschriebene knorpelige Rest, der ebenso wie im ersten Wirbel auch im zweiten Wirbel vorhanden ist, die Hämapophyse darstellt und der Querfortsatz die abgeteilte Parapophyse. Diese Parapophyse würde, wie



Abb. 21 Es ist der Wirbel abgebildet, der mit Occipitalregion des Neurocranium N verwachsen ist. Über diesen „Halbwirbel“ ist die Wirbelsäule mit dem Neurocranium durch ein normal ausgebildetes Intervertebralligament verbunden. W: Wirbelkörper.

z. B. die unteren Bögen in der Lendenwirbelsäule, die knorpelige Phase überspringen und sofort knöchern angelegt werden.

Die Längsverstrebungen des Wirbelkörpers sind überflüssig und nur noch angedeutet, da der Wirbelkörper nur ein flaches Scheibchen darstellt.

Der zweite und der dritte Halswirbel müssen gemeinsam beschrieben werden, da sie zu einer Einheit verwachsen sind. Diese Verschmelzung ist so vollkommen, daß sie als ein einziger Wirbel erscheinen. Doch schon BAUDELLOT (6) stellte diese Tatsache fest, indem er die Zahl der Halswirbel des Karpfens (*Cyprinus carpio* L.) mit der anderer Cypriniden verglich.

„Le disque vertébral, que l'on a toujours regardé comme constituant exclusivement le corps de la seconde vertèbre n'est pas simple: il est formé de deux disques intimement confondus, appartenant l'un à la seconde et l'autre à la troisième vertèbre.“ „Il n'en est plus même si l'on examine d'autres Cyprins, le Nas par exemple. Sur les premières vertèbres de ce poisson on retrouve les

mêmes pièces que chez la Carpe, mais avec une différence capitale. Le disque simple qui, chez la Carpe, représente les corps de la seconde et de la troisième vertèbre réunis, se trouve ici formé de deux segments parfaitement distincts et séparés par une cavité articulaire.“ „Ce que je viens de dire du Nas s'applique



Abb. 22 Der erste freie Halswirbel von vorne aufgenommen. Der obere Bogen wird gebildet aus der hier nicht erkennbaren knorpeligen Basis des Clastrum, den beiden Weberschen Knöchelchen Clastrum Cl und Scaphium Sc. Er wird dorsal abgeschlossen von einem Knorpelstück NB, das einen kleinen Dornfortsatz N entsenden kann. Die Querfortsätze Qf stellen Parapophysen dar. Die knorpeligen Hämapophysen sind soweit reduziert, daß sie nur am histologischen Präparat zu erkennen sind. Die Amphizölle des Wirbelzentrums ist nahezu aufgegeben.

également à tout autre Cyprins (Chevaine, Banche, Brème, etc.); seulement, chez plusieurs de ces espèces, la soudure entre le corps de la deuxième vertèbre et celui de la troisième s'effectue déjà d'une manière plus ou moins intime et les deux disques tendent à se confondre pour revêtir l'aspect d'un disque simple, comme chez la Carpe.“ (BAUDELLOT 6).

Vergleicht man daraufhin das neuere Schrifttum, so kann man tatsächlich feststellen, daß alle Autoren, die die Halswirbelsäule anderer Cypriniden in irgend einem Zusammenhang beschreiben, von vier Halswirbeln sprechen, während man beim Karpfen zunächst nur drei vorfindet; so MATVEIEV (49) bei *Scardinius erythrophthalmus* L., SARBAHI (69) bei *Labeo rohita* (HAM.

BUCH.), WATSON (94) bei *Carassius auratus* L. und NEWAR (55) bei *Clarius lazera* V. Besonders interessant ist die Feststellung von MOOKERJEE (52) bei *Esomus danricus* (HAM.), daß die vier Halswirbel zu einer einzigen Einheit verschmolzen sind: „The present investigation on *Esomus danricus* reveals that

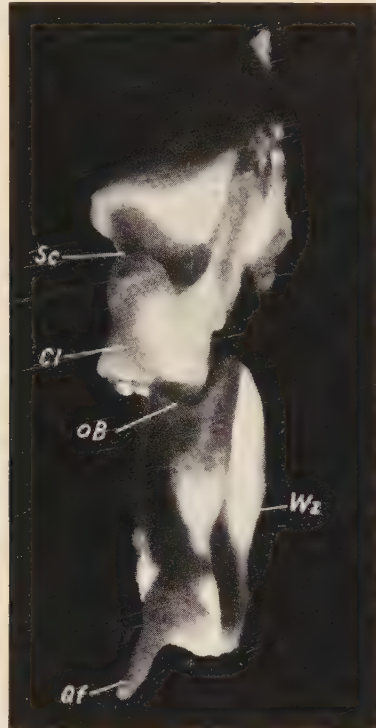


Abb. 23

Der erste freie Halswirbel von der Seite aufgenommen. oB: oberer Bogen, der die knorpelige Basis des Claustrum Cl darstellt. Sc: Scaphium, Qf: Querfortsatz, Wz: der Wirbelkörper, der zu einem flachen Scheibchen reduziert ist. Sc: Scaphium.

the first four vertebrae jointly form an unsegmented and compound vertebra." (MOOKERJEE 52).

Es läßt sich aber auch ohne diese Vergleiche die Verschmelzung des zweiten und dritten Halswirbels direkt nachweisen. Es sind nämlich in diesem Verschmelzungsprodukt abweichende Verhältnisse der Chorda dorsalis zu erkennen. Die folgende Untersuchung erfolgte an Längsschnitten durch Fische von 22 mm Länge und einem Alter von 14 Tagen. Ohne genauer auf die Struktur des Chordagewebes eingehen zu müssen, genügt für diesen Zweck die Feststellung, daß in diesem Stadium intravertebral im Chordagewebe größere Lücken auftreten, die aber intervertebral nicht vorhanden sind. Diese Lücken entstehen durch örtliche Auflösung des Chordagewebes. (STUDNICKA 86). Betrachtet man auf diese Weise die Wirbelsäule in ihrer ganzen Länge, so beobachtet man in Übereinstimmung mit dem oben festgestellten, daß jedem Bereich der Chorda mit einer auftretenden Lücke ein Wirbel entspricht (Abb. 1). Lediglich in dem Bereich der beiden verschmolzenen Halswirbel liegen zwei derartige Chordaabschnitte (Abb. 26). Allein diese Beobachtung genügt, um

beweisen zu können, daß dieser „falsche Wirbel“ aus zwei Wirbeln, nämlich dem zweiten und dem dritten Halswirbel besteht.

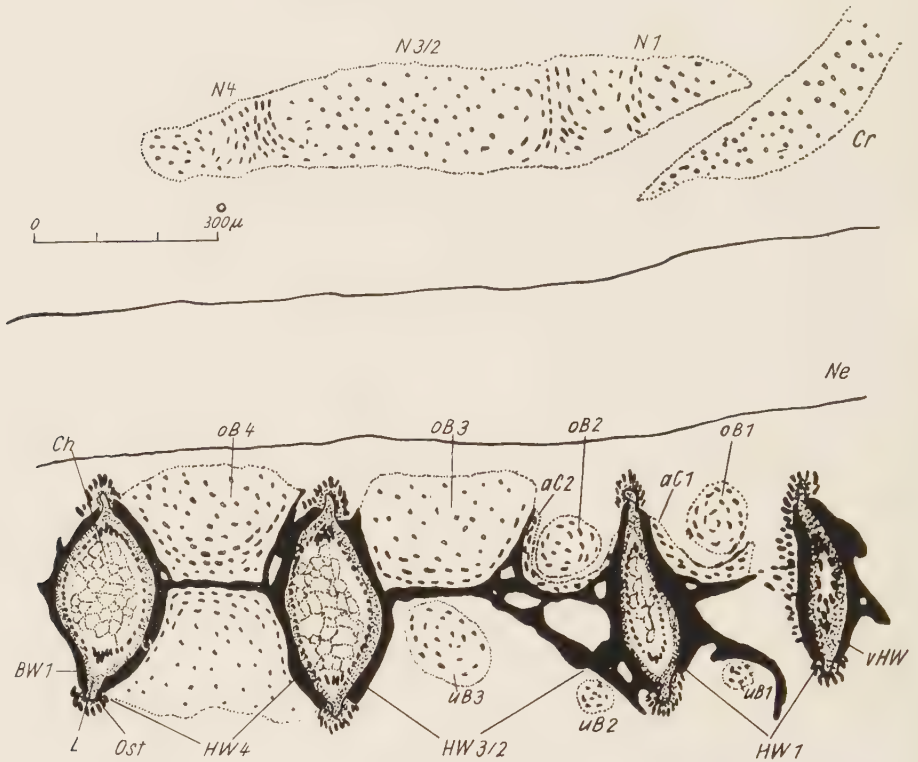


Abb. 24 Längsschnitt durch die Halswirbelsäule eines 31 mm langen Karpfens. Der Schnitt ist aus einer Schnittserie ausgewählt und durchsetzt die Halswirbelsäule nicht genau in der Medianen, sondern seitlich davon. HW 4, 3/2, 1: 4., 3. und 2., 1. Halswirbel. oB 4, 3, 2, 1: oberer Bogen des 4., 3., 2. und 1. Halswirbels. BW 1: 1. Brustwirbel, vHW: der mit dem Neurocranium verschmolzene Halswirbel, aC 2, 1: akzessorisches Cranialelement des 2. bzw. 1. Halswirbels, Ch: Chordagewebe, L: Zwischenwirbelligament, Ost: Osteoblastenansammlungen an den cranialen und caudalen Enden der Wirbelkörper, Ne: Neuralrohr, Cr: Neurocranium, N 4 3/2 1: die zu einem einheitlichen Knorpeldach verschmolzenen Basen der Neuralfortsätze des 4., 3. und 2., bzw. 1. Halswirbels. Der obere Bogen des 1. Halswirbels oB 1 stellt die knorpelige Basis des Claustrum, der des 2. Halswirbels die des Manubrium dar. Die unteren Bogen des 1. und 2. Halswirbels sind kleine rudimentäre Gebilde. Der untere Bogen des 3. Halswirbels uB 3 ist identisch mit der knorpeligen Basis des Tripus.

Ein weiterer Hinweis darauf ist darin zu erkennen, daß nicht wie üblich rechts und links je ein, sondern je zwei Basidorsalia knorpelig angelegt werden. Diese auffallende Erscheinung findet keine Erklärung, solange man diesen „falschen Wirbel“ nicht als Verschmelzungsprodukt zweier Wirbel anspricht. Diese beiden knorpeligen Anlagen entsprechen somit den Basen der oberen Bögen des zweiten und dritten zu einer Einheit verschmolzenen Halswirbels.

Wie beim ersten Halswirbel besitzt auch das Basidorsale des zweiten Halswirbels ein akzessorisches knorpeliges Element von der gleichen Bedeutung.



Abb. 25 Querschnitt durch den 2. Halswirbel. Ch: Chordagewebe, W: Wirbelkörperzentrum, Qf: Querfortsatz (Parapophyse), oB: oberer Bogen, der die knorpelige Basis des Manubrium bildet, aC: akzessorisches Cranialelement, NB: die knorpelige Basis des Neuralfortsatzes N.

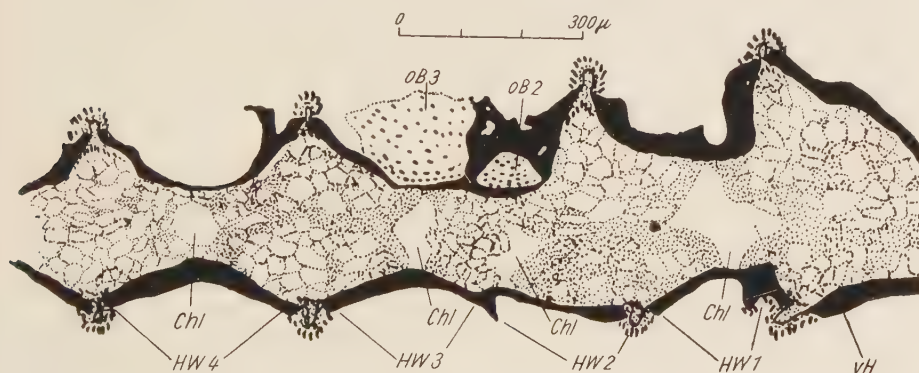


Abb. 26 Längsschnitt durch die Halswirbelsäule eines 31 mm langen Karpfens, der genau durch die Mitte der Wirbel geführt ist. Er beweist die Verschmelzung des 2. und 3. Halswirbels, da abweichende Verhältnisse der Chorda dorsalis in diesem Bereich zu erkennen sind. Während man im Bereich des 4. und 1. Halswirbels, sowie auch in den Bereichen aller hier nicht gezeichneten Wirbel nur je eine Chordalücke antrifft, sind im Bereich dieses Verschmelzungsproduktes zwei Chordalücken Chl zu erkennen. Weiterhin ist der klein ausgebildete obere Bogen des 2. oB2 und der stärker ausgebildete Bogen des 3. Halswirbels oB3 erkennbar. HW 4, 3, 2, 1: 4., 3., 2. und 1. Halswirbel, vH: der mit dem Neurocranium verschmolzene Halswirbel

(Vergl. die Beschreibung des ersten Halswirbels und die Abb. 24). Diese knorpelige Basis des oberen Bogens des zweiten Halswirbels setzt sich aber nicht nach oben fort, um Verbindung zu gewinnen mit der schon erwähnten Knorpelmasse über dem Neuralrohr. Sie bilden lediglich die kleine knorpelige Basis



Abb. 27

Das Verschmelzungsprodukt des 2. und 3. Halswirbels von der Seite aufgenommen. N: breiter Neuralfortsatz, oB: oberer Bogen des 3. Halswirbels, der durch einen knöchernen Fortsatz Fo mit der knorpeligen Basis NB des Neuralfortsatzes verbunden ist. Qf: Querfortsatz (Parapophyse), Tr: Tripus, M: die Höhlung, in der das hier herausgenommene Manubrium mit seiner knorpeligen Basis, die identisch ist mit dem oberen Bogen des 2. Halswirbels, sitzt.

des Manubrium, ein weiteres Webersches Knöchelchen. Die Verhältnisse der unteren Bögen wurden schon im Zusammenhang mit der Beschreibung der Querfortsätze des ersten Halswirbels dargelegt. Die knorpelige Basis des oberen Bogens des dritten Halswirbels ist weit stärker als die des zweiten Halswirbels ausgebildet und gewinnt durch einen knöchernen Fortsatz Anschluß an die über dem Neuralrohr liegende Knorpelmasse. Diese wiederum, die wie schon öfters erwähnt, die Basen der Dornfortsätze der vier Halswirbel darstellt, entsendet im Bereich des zweiten und dritten Halswirbels einen mächtigen, breiten knöchernen Dornfortsatz (Abb. 27). Auch die Basen der unteren Bögen sind wohl entwickelt und bilden gleichzeitig die knorpelige Basis des Tripus, dem vierten Weberschen Knöchelchen. Die beiden Wirbelkörper selbst sind zu einer einheitlichen Knochenhülle verschmolzen, so daß lediglich der zweite Wirbel an den ersten und der dritte Wirbel an den vierten durch ein Intervertebralligament angeschlossen ist. Das letztere fehlt zwischen dem zweiten und dritten Wirbel. Auffallend ist schließlich noch die besondere Länge von $450\ \mu$ dieses Verschmelzungsproduktes gegenüber der Länge von $330\ \mu$ des nachfolgenden Halswirbels bei 31 mm langen Tieren. Der vierte Halswirbel zeigt einen

einfacheren Bau. Die Basis des oberen Bogens ist knorpelig angelegt, liegt zwischen den Längsverstrebungen a und b und gewinnt wiederum Anschluß durch einen knöchernen Fortsatz an die über dem Neuralrohr liegende Knorpelmasse. Diese entsendet im Bereich des vierten Halswirbels einen kleinen

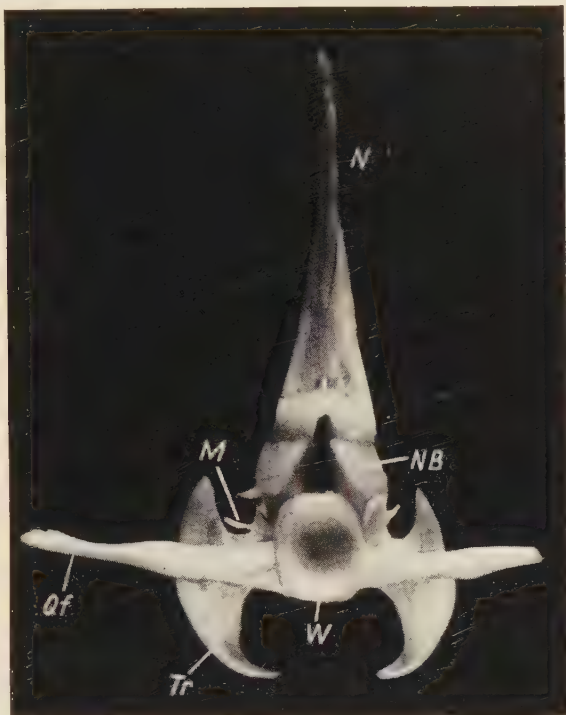
Abb. 28

Das Verschmelzungsprodukt des 2. und 3. Halswirbels von vorne aufgenommen.

M: Manurbium,

Qf: Querfortsatz, der wesentlich länger ist, als auf dieser Abbildung erkenntlich (vgl. Abb. 25),

Tr: Tripus, NB: Basis des Neuralfortsatzes N. W: Wirbelkörper



knöchernen Fortsatz (Abb. 29 und Abb. 30). Schwieriger zu deuten sind die Verhältnisse der unteren Bögen. Die Basis dieser unteren Bögen finden wir als knorpelige Anlage in für untere Bögen typischer Lage zwischen den Längsverstrebungen b und c. Diese Basis entsendet zwei mächtige knöcherne Fortsätze. Der eine Fortsatz bildet mit dem entsprechenden auf der gegenüberliegenden Seite eine breite Platte, an der die Schwimmblase ansitzt. Der andere hat in Lage und Form Ähnlichkeit mit einer Rippe (Abb. 30). Diese Ähnlichkeit führte auch dazu, daß dieser Fortsatz von WUNDER (100) als „unbewegliche rudimentäre Rippe, die den Eingang zur Leibeshöhle freihält“ gedeutet wurde. Wiederum verweise ich auf die Arbeit von EMELIANOV (20) über die Entwicklung der Rippen bei den Teleostiern. Auch hier handelt es sich um das unmäßig ausgewachsene distale Ende der Basis des unteren Bogens. Das gleiche gilt für den anderen zu einer Platte sich ausbildenden Fortsatz. Danach würde der rippenartige Fortsatz die Parapophyse und der plattenartig verbreitete Fortsatz die Hämapophyse darstellen. Auf diesen vierten Halswirbel folgt die schon beschriebene Brustwirbelsäule.

c) Ergebnisse

Überblicken wir noch einmal die ganze Wirbelsäule des Karpfens, so können wir sie mit WUNDER (100) in vier Abschnitte einteilen und zwar in die Halswirbelsäule mit vier Wirbeln, die Brustwirbelsäule mit elf Wirbeln, die

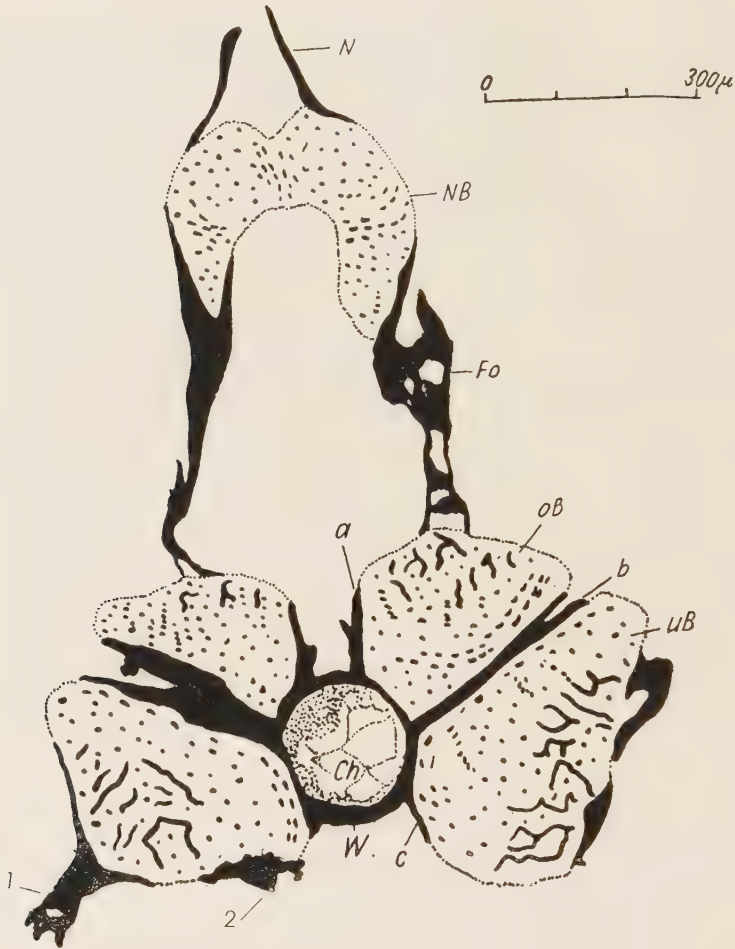


Abb. 29 Querschnitt durch den 4. Halswirbel eines 31 mm langen Karpfens. uB: knorpelige Basis des unteren Bogens, die zwei knöcherne Fortsätze entsendet. Der Fortsatz 1 hat eine rippenähnliche Gestalt, während der Fortsatz 2 sich zu einer breiten Platte ausbildet, an der die Schwimmblase ansitzt (vgl. Abb. 30). a, b, c: die Längsverstrebungen a, b und c, W: Wirbelkörperzentrum, oB: knorpelige Basis des oberen Bogens, die mit einem knöchernen Fortsatz Fo mit der knorpeligen Basis NB des Neuralfortsatzes N verbunden ist, Ch: Chorda dorsalis.

Lendenwirbelsäule mit sechs Wirbeln und die Schwanzwirbelsäule mit sechzehn bis siebzehn Wirbeln. Somit umfaßt die ganze Wirbelsäule im allgemeinen

37 bis 38 Wirbel. Die Beweglichkeit der Wirbelsäule nimmt von hinten nach vorne ab. In der Halswirbelsäule wird sie nahezu ganz aufgegeben, wie es an dem scheibenförmigen ersten Wirbel und an der Verschmelzung des zweiten und dritten Wirbels zu einer Einheit erkennbar ist. Es ist weiter von vorne

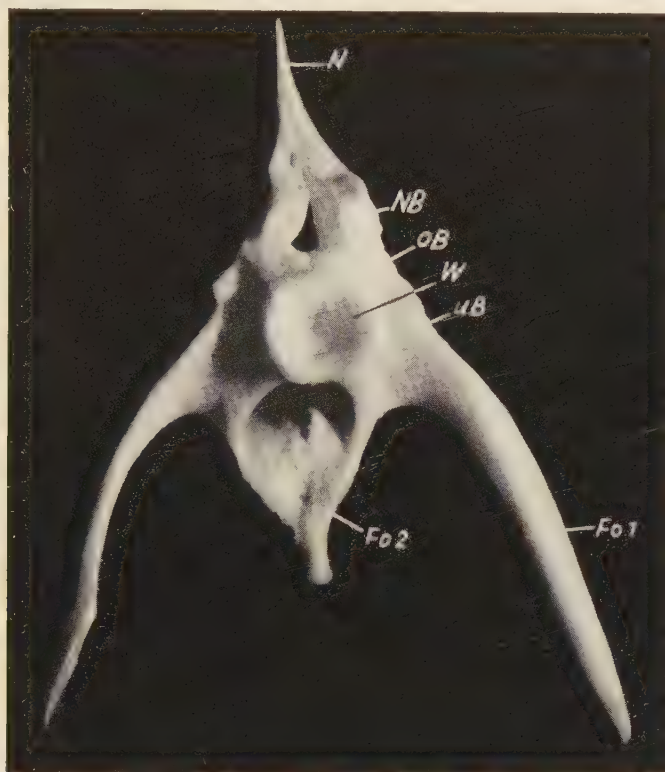


Abb. 30 Der 4. Halswirbel von vorne aufgenommen. Hier wird deutlich, wie der Fortsatz Fo 2, der als Hämapophyse zu deuten ist, sich plattenartig verbreitert. Der Fortsatz 1, die Parapophyse hat rippenähnliche Form. uB: unterer Bogen, oB: oberer Bogen, NB: knorpelige Basis des Neuralfortsatzes N, W: Wirbelkörper.

nach hinten die Neigung festzustellen, die knorpelige Phase der Basen der oberen und unteren Bögen bis zu ihrem Verschwinden abzukürzen. Eine Ausnahme scheinen die ersten beiden Wirbel zu machen. Bei ihnen sind die Basen der oberen und unteren Bögen nur noch kleine knorpelige Reste. Man muß aber bedenken, daß diese beiden Wirbel weitgehend durch die Weberschen Knöchelchen einen Funktionswandel — sie stellen deren Widerlager dar — erfahren haben und degenerierte Bildungen sind. Eine weitere Ausnahme bilden ebenso die drei letzten Schwanzwirbel, da ihre knorpeligen oberen und unteren Bögen zur Schwanzflosse in Beziehung treten.

Wie wir gesehen haben, ist die Grundform des Wirbels, wie sie am Anfang dieser Arbeit beschrieben wurde, in allen Wirbeln verwirklicht. Dabei zeigt das

Wirbelkörperzentrum eine amphizöle oder sanduhrförmige Form, auf die sechs symmetrische Verstreben aufgesetzt sind. Der Grund für diese typische amphizöle, sich gegen die Mitte des Wirbelkörpers verjüngende perichordale Knochenmanschette, wird im Wachstumsdruck der Chorda dorsalis und der

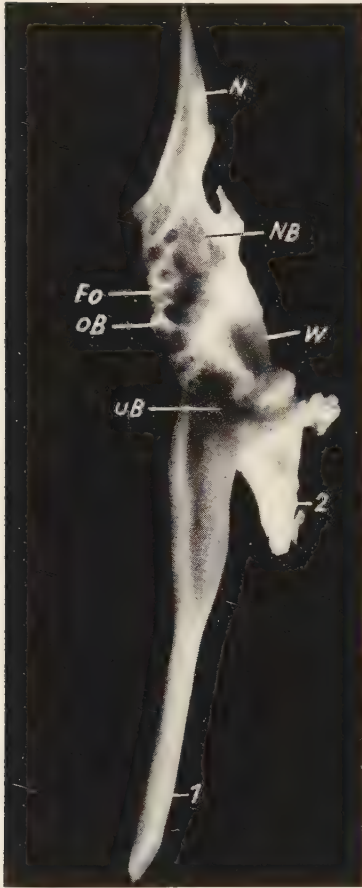


Abb. 31 Der 4. Halswirbel von der Seite aufgenommen. NB: die knorpelig angelegte Basis des Neuralfortsatzes N, der kurz bleibt. ob: oberer Bogen, der durch einen knöchernen Fortsatz Fo mit der Basis des Neuralfortsatzes verbunden ist. uB: unterer Bogen, der einen rippenähnlichen Fortsatz 1 und einen plattenförmigen Fortsatz 2 entsendet. W: Wirbelkörper.



Abb. 32 Die vier Halswirbel und die beiden ersten Brustwirbel von der Seite aufgenommen. Man erkennt, wie die vier Halswirbel eine kompakte Einheit bilden und kaum zur Bewegung fähig sind.

gerichteten Art des Zuwachses an den cranialen und caudalen Enden des Wirbelkörperzentrums erkannt. Diese Grundform kann lediglich besonders durch die Ausbildung knorpeliger Basen der oberen und unteren Bögen verdeckt werden. Daß sie besonders bei dem zweiten und dritten zu einer Einheit

verschmolzenen Wirbeln undurchsichtig wird, ist durch die Verschmelzungserscheinung leicht erklärlich.

„Betrachten wir die Gestalt der Wirbelsäule insgesamt, so können wir in der Hals- und vorderen Brustregion von einer leichten Krümmung nach der dor-



Abb. 33 Die vier Weber'schen Knöchelchen. Sc: Scaphium, Cl: Clastrum, oB1: die knorpelige Basis des oberen Bogens des ersten Halswirbels, die mit dem Clastrum verwachsen ist, M: Manubrium, oB2: die knorpelige Basis des oberen Bogens des zweiten Halswirbels, die mit dem Manubrium verwachsen ist. Tr: Tripus, uB3: die knorpelige Basis des unteren Bogens des dritten Halswirbels, die mit dem Tripus zu einer Einheit verwachsen ist.

salen Seite, also von einer Kyphose sprechen, während in der hinteren Brust-, Lenden- und vorderen Schwanzregion eine leichte Biegung der Wirbelsäule ventralwärts, also eine Lordose festzustellen ist. Wir können also hier wohl im Zusammenhang damit, daß ähnlich wie bei den Säugetieren in der vorderen Region die Leibeshöhle gelegen ist und Platz für die Eingeweide beansprucht, auch aus den gleichen Ursachen bei den Knochenfischen ein Ausbiegen der Wirbelsäule in der geschilderten physiologischen Kyphose beobachten. Eine Art Ausgleichskrümmung der Wirbelsäule nach der ventralen Seite liegt dann in der Schwanzwirbelsäule vor.“ (WUNDER 100).

II. Zur Feinstruktur des Knochens von *Cyprinus carpio*, an der Wirbelsäule betrachtet

Ganz allgemein, so auch bei *Cyprinus carpio* L., kann man zwei Arten der Knochenbildung unterscheiden. Der Knochen kann aus Bindegewebe oder mesenchymatischem Gewebe entstehen oder sich auf knorpeliger Grundlage bilden. Dabei wandelt sich im zweiten Fall der Knorpel nicht in Knochen um, sondern wird vor der Knochenbildung zerstört. Da die Knochenbildung auf

bindegewebiger Grundlage den einfacheren Vorgang darstellt, möchte ich mich zunächst dieser zuwenden.

a) Die Knochenbildung auf nichtknorpeliger Grundlage

Wie schon eingangs erwähnt, tritt bei frisch geschlüpfter Dotterbrut von 4 bis 4,5 mm Länge als erstes Stützelement die Chorda dorsalis auf. Sie stellt einen geraden elastischen Stab dar, der den ganzen Fischkörper vom Primordialcranium bis zum Schwanz durchzieht. Ihr Durchmesser beträgt etwa $100\ \mu$. Es kann nun nicht der Sinn der vorliegenden Arbeit sein, den Bauelementen der Chorda dorsalis eine genauere Betrachtung zu widmen. Ihre von innen nach außen aufgezählten Gewebeelemente, Chordagewebe, Chordaepithel, *Elastica interna*, Faserscheide und *Elastica externa* sollen nur dem Namen nach erwähnt werden, da auf der Chorda dorsalis als Grundlage die erste Knochenlamelle im Bereich der Wirbelsäule gebildet wird.

Schon bei frischgeschlüpfter Dotterbrut finden sich, eng an die *Elastica externa* angeschmiegt, embryonale Zellen des Mesenchyms. Sie leiten die Bildung einer dünnen Knochenlamelle ein. In den zwickelartigen Gewebelücken zwischen Chorda dorsalis, Hämалgefäß und Muskulatur einerseits und Chorda dorsalis, Neuralrohr und Muskulatur andererseits, sowie an jener Stelle, wo das Horizontalseptum der Muskulatur auf die Chorda dorsalis stößt, sind diese Mesenchymzellen angehäuft. Auf einem Querschnitt durch einen etwas älteren Fisch von etwa 10 mm Länge in der Region der späteren Lendenwirbelsäule, ebenso gut wie in jeder anderen Region sind diese Zellen vermehrt und es zeigt sich folgendes Bild (Abb. 34):

Rings um die Chorda dorsalis, deren Durchmesser auf $125\ \mu$ angewachsen ist, liegt der äußersten Scheide eine epithelartige einschichtige Lage von Zellen mit großen flachovalen Kernen dicht an. Bindegewebige Fasern, die in ihrer Nähe liegen, und sich eng an die *Elastica externa* anschmiegen, sind ohne Zweifel von diesen Zellen gebildet. Diese Bindegewebsfasern verlaufen zunächst senkrecht zur Chordaoberfläche, um dann parallel zu ihr umzubiegen und

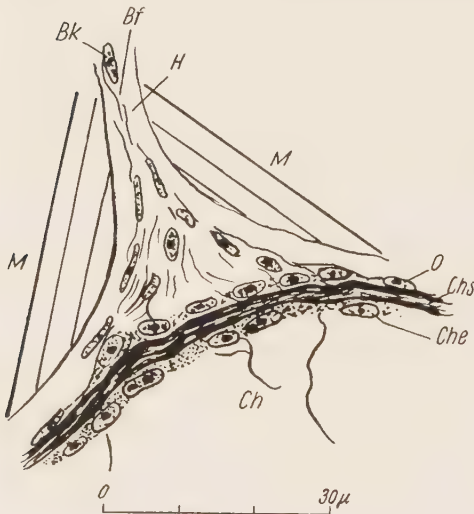


Abb. 34

Teil eines Querschnitts durch einen etwa 10 mm langen Karpfen in der Region der späteren Lendenwirbelsäule. Ch: Chordagewebe, Che: Chordaepithel, Chs: Chordascheiden, O: Osteoblasten, die beginnen, eine perichordale Knochenlamelle zu bilden. Bindegewebige Fasern, ein Erzeugungsprodukt dieser Osteoblasten, schmiegen sich dabei den Chordascheiden eng an. Bf: Bindegewebsfasern, Bk: Kerne des Bindegewebes, M: Muskulatur, H: Horizontalseptum.

sich ihr anzulegen. In den oben erwähnten zwickelartigen Aussparungen, vor allem dort, wo das Horizontalseptum an die Chorda dorsalis heranreicht, sind die Bindegewebsfasern vermehrt und setzen sich in das Horizontalseptum fort. Zwischen diesen in Richtung des Horizontalseptums verlaufenden Fasern sind



Abb. 35 Teil eines Querschnittes durch einen etwa 20 mm langen Karpfen in der Region der Lendenwirbelsäule. Ch: Chordagewebe, Chk: Kerne des Chordaepithels, K: perichordale Knochenlamelle, die von den dieser flach anliegenden Osteoblasten (O) gebildet wurde. Diese Osteoblasten sind in einen weniger aktiven Zustand getreten, da ihr Plasma an Färbbarkeit verloren hat. Oz: Osteozyten, Kv: Verstrebungslamelle, die in Richtung der traubenförmig angeordneten Osteoblasten (Ot) ein rasches Wachstum zeigt. Bf: Bindegewebsfasern, Bk: Kerne des Bindegewebes, H: Horizontalseptum.

längliche Mesenchymzellen zu erkennen, deren Kerne gestreckter erscheinen. Es ergibt sich somit beim Vergleich mit dem vorher beschriebenen Entwicklungsstadium die einfache Feststellung, daß sich unter gleichzeitiger Zellvermehrung aus den gleichen embryonalen Zellen einerseits die typischen flachgestreckten, zum Faserverlauf parallel liegenden Bindegewebszellen und auf der anderen Seite unter Größenzunahme sich die der *Elastica externa* epithelartig aufliegenden Zellen entwickelt haben. Eine Knochenlamelle ist noch nicht

vorhanden. Um ihre Ausbildung zu studieren, soll ein Querschnitt durch die Lendenwirbelsäule eines 20 mm langen Fisches dienen. Der Schnitt ist durch die Mitte einer Wirbelkörperanlage geführt. Es bietet sich nun folgendes verändertes Bild (Abb. 35):

Die Chorda dorsalis, deren Durchmesser mit $125\ \mu$ an dieser Stelle nicht mehr an Größe zugenommen hat, ist jetzt von einer Knochenlamelle umgeben. Diejenigen Zellen, die beim vorhergehenden Stadium der Chorda dorsalis unmittelbar angeschmiegt lagen, sind von ihr abgerückt und haben offensichtlich die Knochenlamelle zwischen sich und der Chorda dorsalis ausgebildet. Dieser Knochenlamelle liegen sie nun als abgeflachte Zellen mit ihrer Längsseite auf. Damit kann man diese Zellen als Osteoblasten ansprechen. Erinnert man sich an die Bindegewebsfasern des vorhergehenden Stadiums, die sich der *Elastica externa* angelagert haben, so wird klar, auf welche Weise die Knochenlamelle entstanden sein dürfte. Man kann schon aus dieser Beobachtung schließen, daß der Knochen vorwiegend durch Aneinanderlagerung solcher von den Osteoblasten erzeugten Bindegewebsfasern, die anschließend verkalken, entsteht. Aber auch jetzt werden feine Bindegewebsfasern in die Knochensubstanz eingeschlossen. Dieser Vorgang der Knochenentstehung wird jedoch noch einmal bei Schnitten durch Wirbel dreisömmriger Karpfen zu besprechen sein, da er hier wesentlich eindrucksvoller und besser zu demonstrieren ist. Auch einzelne Osteoblasten werden in die Knochensubstanz eingeschlossen. Die Osteoblasten kommen dabei zunächst in eine nach außen geöffnete Höhlung zu liegen. Ein anderer Osteoblast legt sich darüber, um durch verkalkende Bindegewebsfasern die Höhlung nach außen abzuschließen. Weitere Knochensubstanz wird darüber abgelagert und die eingeschlossene Zelle gerät als Osteozyte immer tiefer in das Knochengewebe.

Auf diese etwa $6\ \mu$ starke Knochenlamelle sind senkrecht zu ihr sechs symmetrische ebenso starke Knochenfortsätze aufgesetzt. Am Beginn der Arbeit wurde nachgewiesen, daß sie als sechs Verstreblungslamellen des Wirbelkörpers zu deuten sind. Sie sollen deshalb an dieser Stelle besondere Erwähnung finden, weil sich die beschriebenen abgeflachten Formen der Osteoblasten nur, wie Abb. 35 zeigt, an ihren Seiten beobachten lassen, während an ihren distalen Enden die Osteoblasten in anderer Weise an dem Knochenaufbau beteiligt sind. Schon bei schwacher Vergrößerung fällt hier eine Ansammlung von Osteoblasten auf. Offensichtlich wird dadurch das in dieser Richtung rasch fortschreitende Wachstum des Knochens ermöglicht. Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man, daß die Osteoblasten eine keulenartige Form angenommen haben. Sie sind nicht mehr mit der Längsachse dem Knochen angeschmiegt, sondern senkrecht zu ihm angeordnet. Das sich verschmälernde Ende dieser Keule liegt der Knochensubstanz zugewandt, während das breite Ende mit dem rundovalen bis kreisrunden Kern von ihr abgewandt ist. Es handelt sich somit um polar differenzierte Zellen. Das Protoplasma färbt sich intensiv. Die Entwicklung der Osteoblasten aus den Bindegewebszellen läßt sich an der beschriebenen Stelle gut beobachten. Der Kern rundet sich ab. Die Plasmamasse nimmt an Größe und Färbbarkeit zu. Obwohl die Osteoblasten den Eindruck erwecken, als ob sie auf den wachsenden Knochen zuwandern, ist diese Vorstellung sicher falsch. Bindegewebszellen sind keine freibeweglichen Zellen, sondern in einem Zellnetz weitgehend fixiert. Vielmehr wächst die sich entwickelnde Knochensubstanz auf sie zu. Die jeweils gerade am Wachstum des Knochens beteiligten Osteoblasten geraten dabei entweder in geringerer Zahl als Osteozyten in das Innere des Knochens, oder meistens an die Seite der Knochenlamelle. Hier flachen sie sich ab und können, wenn auch in geringerem Maße, noch am Dickenwachstum beteiligt sein. Dort aber, wo eine solche Knochenlamelle kein

weiteres Dickenwachstum erfährt, wie zum Beispiel die perichordale Knochenlamelle, verliert auch das Plasma der Osteoblasten die oben erwähnte Färbbarkeit. Die Osteoblasten treten in einen inaktiven Zustand. Aus diesem Befund ergibt sich als Kennzeichen für tätige Osteoblasten Massenzunahme und inten-



Abb. 36 Querschnitt durch die jugendliche Anlage eines Zwischenwirbelligamentes bei einem 22 mm langen Karpfen. Wzv: caudales Ende des vorangehenden Wirbelkörpers, Wzn: craniales Ende des nachfolgenden Wirbelkörpers, Ch: Chordagewebe, E: Chordaepithel, Ei: Elastica interna, die ein degeneriertes Gebilde darstellt, F: Faserscheide, die intervertebral verdickt ist, Ec: Elastica externa, iP: inneres zellenloses Periost (nach v. EBNER), Ost: Intervertebrale Osteoblastenansammlung an den caudalen und cranialen Enden des Wirbelkörpers, Bz: Bindegewebszellen, deren Produkt die Bindegewebsfasern Bg darstellen. Mit dem Zunehmen der Zahl der Bindegewebszellen nimmt auch die Zahl der Bindegewebsfasern zu, die dann zu Bündeln zusammengefaßt in den Knochen als Sparpeysche Fasern eindringen (vgl. Abb. 37). In diesem Stadium sind es jedoch erst einzelne Fasern, die in den Knochen eingeschlossen werden, Oz: eingeschlossene Osteoblasten, die sich in Osteozyten umgewandelt haben.

sive Färbbarkeit ihres Protoplasmas, die sich im übrigen auch bei der Osteozytenbildung verliert. Der Kern tätiger Osteoblasten ist groß und blasenförmig, das Caryoplasma ist aufgehellt und mit einem deutlichen Chromatinnetz versehen. Die Kernmembran tritt durch Anlagerung von Chromatin besonders deutlich zum Vorschein. Daneben enthält der Kern ein oder zwei größere Nucleoli. Für die in eine Richtung besonders rasch wachsende Knochenlamelle ist die traubenförmige Anordnung tätiger Osteoblasten an ihrem wachsenden Ende kennzeichnend.

Will man sich nun vom weiteren Wachstum der perichordalen Knochenlamelle, die das Wirbelkörperzentrum darstellt, ein Bild machen, so ist die

Betrachtung medianer Längsschnitte notwendig (Abb. 36). Auf einem dieser Schnitte durch die Lendenwirbelsäule eines 20 mm langen Tieres fällt zunächst auf, daß die Chorda dorsalis in den intervertebralen Abschnitten beträchtlich, nämlich bis auf 220 μ , an Stärke zugenommen hat, während sich ihr Durch-

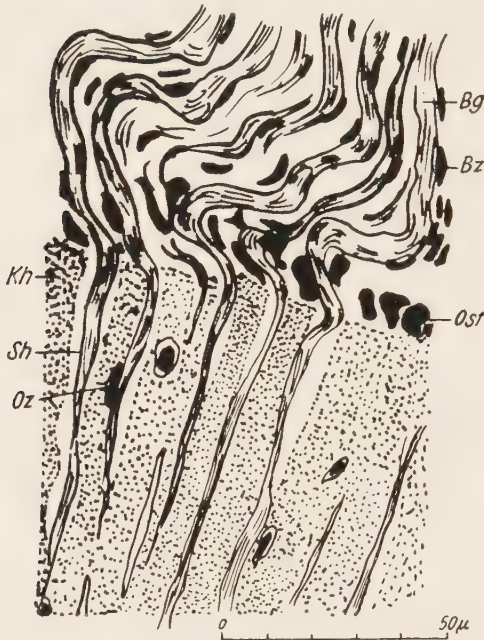


Abb. 37

Schnitt durch das caudale Ende eines Wirbelkörpers und den angrenzenden äußersten Teil des Zwischenwirbelligamentes bei einem 30 cm langen dreisömmrigen Karpfen. Die wenigen auf Abbildung 36 erkennbaren Bindegewebsfasern sind durch das Hinzutreten vieler flachgestreckter Bindegewebszellen zu starken Bündeln kollagener Fasern geworden, die als Sharpeysche Fasern Sh in die Knochensubstanz Kn eingeschlossen werden. Ost: Osteoblasten, Bg: Bindegewebsfasern, Oz: Osteozyten, Bz: Bindegewebszellen.

messer in der Mitte der jungen Wirbelkörperanlage, wie schon am vorangegangenen Querschnitt festgestellt wurde, nicht vergrößert hat. Die auf der Chorda dorsalis auflagernde Knochenmanschette erscheint dadurch an ihren intervertebralen Enden aufgebogen. Weiterhin erkennt man in den vertebralen Abschnitten die flach der Knochenlamelle auflagernden Osteoblasten, wie es nach dem oben beschriebenen Querschnitt durch die Mitte eines solchen Wirbelkörpers zu erwarten ist. Sie gehen allmählich in einen inaktiven Zustand über, um schließlich ganz zu verdämmern. An den intervertebralen Enden fällt dagegen wiederum eine traubenförmige Ansammlung von Osteoblasten auf, wie sie oben für rasch wachsende Knochenenden beschrieben wurde. Auch an diesen Enden wächst der Knochen stark, da das Längenwachstum eines Wirbels durch Apposition nur hier vonstatten gehen kann. Die Knochensubstanz im Bereich der nahezu inaktiven Osteoblasten wird kaum vermehrt. Auf diese Weise erhält der Wirbelkörper seine zwirnröhlige Gestalt.

Betrachten wir die beschriebene Stelle weiter, so stellen wir mehrere annähernd parallel verlaufende kollagene Fibrillen fest, die senkrecht in die Knochensubstanz eindringen. Zwischen diesen Fibrillen liegen flachovale Bindegewebskerne, als deren Produkt die Bindegewebsfasern anzusprechen sind. Aus den Bindegewebszellen differenzieren sich die Osteoblasten unter Abrundung des Kernes und Zunahme der Färbbarkeit des Protoplasmas,

Um die weitere Entwicklung des Wirbelkörperzentrums zu verfolgen, wird es notwendig, einen medianen Längsschnitt durch den Wirbel eines dreisömmrigen Tieres zu betrachten (Abb. 37). Wiederum ist nur die erwähnte Zuwachsstelle von Interesse, da sich, wie man sich noch einmal vergewissern kann, die Knochensubstanz der perichordalen Knochenlamelle des Wirbels nur hier beträchtlich vermehrt. Die Knochenlamelle hat sich weiter unter Breitenzunahme verlängert. Ihr wachsendes Ende ist von einer Lage typischer Osteoblasten bedeckt. Die im oben beschriebenen Stadium einzelnen senkrecht in das Knochengewebe eindringenden Bindegewebsfasern sind vermehrt, ein Ergebnis der zwischen ihnen liegenden ebenfalls vermehrten Bindegewebszellen. Die kollagenen Fibrillen setzen sich jetzt als dicke parallel und wellenförmig verlaufende Bündel in das Knochengewebe fort, um allmählich schmaler werdend, der Mitte des Wirbelkörperzentrums zuzustreben. Da jetzt die Knochenbildung einen größeren Umfang einnimmt, als in den vorhergehenden Stadien, ist dieses Objekt zum Studium der einzelnen Vorgänge bei der Bildung der Knochensubstanz besser geeignet.

Eingangs wurde schon der Schluß gezogen, daß die Knochenbildung, von den Osteoblasten ausgehend, nicht durch die Ausscheidung einer strukturlösen Grundsubstanz, sondern durch die Ausbildung von bindegewebigen Fibrillen und deren Aneinanderlagerung vor sich geht. Auf diesem immer noch zu betrachtenden Schnitt dringen aber nur senkrecht in die Knochensubstanz dicke Bündel kollagener Fasern ein, während die Osteoblasten zwischen diese eine granulär erscheinende Grundsubstanz abzuschleiden scheinen. Diese färbt sich ebenso wie die eindringenden Bündel kollagener Fasern in einer Zuwachszone von etwa 10 μ Stärke schwächer als die darunter folgende Knochensubstanz. Den Grund hierfür in einer noch geringeren Verkalkung zu suchen, ist nahelegend. Die eigentliche Verkalkung des Knochens erfolgt somit erst in tieferen Zonen. Inwieweit an der Kalkeinlagerung die Osteoblasten oder die Osteozyten beteiligt sind, kann jedoch mit histologischen Methoden nicht geklärt werden. Weiter untersucht aber werden muß das rätselhafte Ausscheidungsprodukt der Osteoblasten. Die Lösung bietet sich schnell, wenn man serienmäßige Flächenschnitte parallel zur Knochenoberfläche anfertigt. Auf solchen Schnitten, gegen den Beginn des Knochens fortschreitend gelegt, erkennt man folgendes:

Schnitt 1 (Abb. 38)

Die senkrecht in den Knochen eindringenden, zu dicken Bündeln zusammengefaßten Bindegewebsfasern zeigen sich jetzt im Querschnitt als in Gruppen zusammengefaßte Punkte. Um diese Gruppen herum liegen die spindelförmigen schmalen Kerne dieses straffen, lockigen Bindegewebes.

Schnitt 2 (Abb. 39)

Dieser Schnitt trifft die Lage der Osteoblasten in der Fläche. Die großen runden Kerne sind mit ihrer Kernmembran, ihren Nukleolen und ihrem Chromatingerüst deutlich. Jeder Kern ist von dem stark angefärbten Protoplasma umgeben. Die sich in Fortsätzen verzweigenden Osteoblasten bilden durch Anastomosen ein zellnetzartiges Syncytium. In den Zwischenräumen dieses Syncytiums liegen die im Querschnitt getroffenen Bündel kollagener Fasern.

Schnitt 3 (Abb. 40)

ist durch die neugebildete Knochensubstanz direkt unterhalb des Osteoblastenbelags geführt. Hier wird klar, daß es sich bei der oben beschriebenen „von den Osteoblasten ausgeschiedenen Grundsubstanz“ um die im Querschnitt

getroffenen Bindegewebsfibrillen gehandelt hat, aus deren Zusammenlagerung und nachträglichen Verkalkung sich der Knochen aufbaut. Die Knochenfibrillen verlaufen dabei in konzentrischen Kreisen parallel zur Chordaoberfläche. Dicke verkalkende Bündel kollagener Fasern durchsetzen senkrecht zu

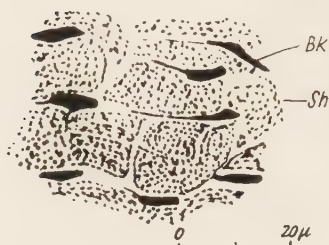


Abb. 38 Bk: Kerne des Bindegewebes, Sh: Sharpeysche Fasern im Querschnitt.

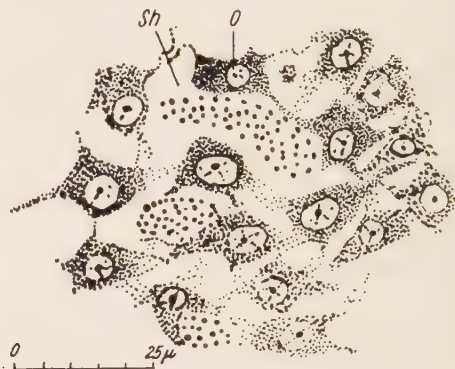


Abb. 39

O: Osteoblastensyncytium,
Sh: im Querschnitt getroffene
Sharpeysche Fasern.

ihnen den Knochen. Damit aber kann man diese Bündel kollagener Fasern als Sharpeysche Fasern bezeichnen, wenn man die Sharpeyschen Fasern als kollagene Bindegewebsfibrillen definiert, die vom umgebenden Bindegewebe in den Knochen eindringen und dem allgemeinen Verlauf der Knochenfibrillen entgegengesetzt sind.

Der Begriff der Sharpeyschen Fasern scheint jedoch, wie KNESE (32) feststellt, sehr verschwommen zu sein und in wechselnder Form

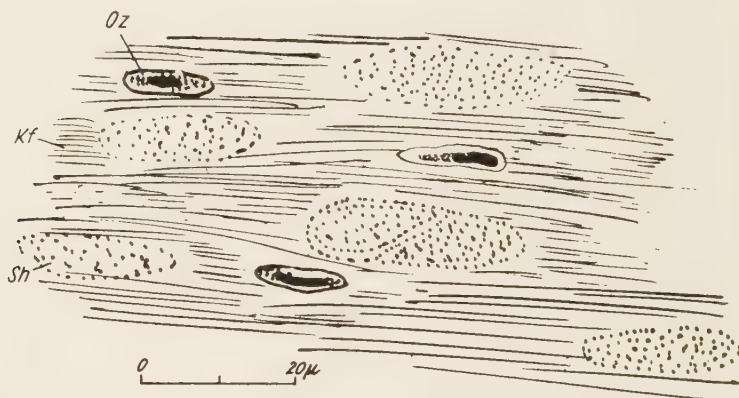


Abb. 40 Oz: Osteozyten, Sh: Sharpeysche Fasern im Querschnitt getroffen, Kf: Knochenfibrillen.

angewandt zu werden. SHARPEY (80) sagt: „In many instances the lamellae are perforated by fibers, which pass through them in a perpendicular, or more or less oblique direction and, as it were, bolt them together“. KÖLLIKER (38, 39) aber bezeichnet alle Fasern bzw. Faserbündel, die nicht in Lamellen geschichtet sind als Sharpeysche Fasern. Da es sich aber bei dem Knochen von *Cyprinus carpio* L. um einen reinen Faserknochen ohne lamellöse Schichtung handelt, bestünde dieser nur aus Sharpeyschen Fasern. WEIDENREICH (96) meint, daß es sinnwidrig wäre zu sagen, ein reiner Faserknochen bestünde nur aus Sharpeyschen Fasern.

Auch KNESE (32) stimmt von EGGELING (19) zu, der nur die lamellen-durchbohenden Fasern als Sharpeysche Fasern bezeichnet. Da es aber bei *Cyprinus carpio* L. kein lamellöses Knochengewebe gibt, wäre es wohl sinnvoll, diejenigen Bündel kollagener Fasern als Sharpeysche Fasern zu bezeichnen, die in den Faserknochen in einer Richtung eindringen, die dem allgemeinen Verlauf der Knochenfibrillen nicht entspricht.

Damit besteht der Knochen des Wirbelkörperzentrums aus einem dichten Flechtwerk der senkrecht zueinander verlaufenden Knochenfibrillen und Sharpeyschen Fasern. Die kollagene Fibrille also bildet die Grundlage für die Bildung des Knochengewebes. Bei der Einlagerung anorganischer Salze soll es sich, wie SCHMIDT (76) röntgenographisch nachweisen konnte, um submikroskopische, negativ einachsige Kristallite hauptsächlich von Hydroxylapatit handeln. Dabei bestehen für diese Kristallite zwei Hauptmöglichkeiten ihrer Anordnungsweise: „Entweder folgen sie mit ihrer optischen Achse dem Zug der positiv doppelbrechenden Fasern, oder aber der Kalk scheidet sich sphäritisch ab. Das erste Verhalten kommt offenbar so zustande, daß die zuerst gebildeten Kollagenfibrillen auf die (später) ausfallenden Erdsalze einen orientierenden Einfluß ausüben: die Kristallite werden orientiert adsorbiert; im zweiten Falle lagern sich die Kristallite nach ihrem eigenen Ordnungsbestreben ab“ (SCHMIDT 77). Wie SCHMIDT nachdrücklich darauf hinweist, kennt man bisher im knöchernen Binnenskelett nur homogene Verkalkung. Sein Hinweis, daß sphäritische neben homogener Verkalkung in den Schuppen der Knochenfische als sogenannte Mandlsche Körperchen auftritt, ist in diesem Zusammenhang weniger von Interesse.

Wie sich die Verhältnisse beim Karpfen darstellen, konnte ich leider nicht nachprüfen. Eine Abweichung aber ist unwahrscheinlich.

Die Entwicklung der Knochensubstanz der den Wirbelkörper aufbauenden Verstrebungen, der Hämal- und Neuralfortsätze verläuft abweichend von der eben beschriebenen. Die Untersuchung erfolgte an Längs- und Querschnitten durch Dornfortsätze von Karpfen verschiedener Größe. Es handelt sich hier um eine typische Bindegewebsverknöcherung, bei der die zwischen den Muskelsegmenten liegenden Bindegewebsfasern einem Verknöcherungsvorgang unterliegen. Die feinen kollagenen Fäserchen verdichten sich dabei zu groben Bündeln. Zahlreiche Bindegewebige Zellen sind zwischen sie eingezwängt. Schließlich entsteht an Stelle der groben Faserbündel eine feste, fibrillär strukturierte organische Masse, in der es zur Einlagerung von Kalksalzen kommt. Einzelne Osteoblasten werden dabei als Osteozyten eingeschlossen.

Ein Längsschnitt durch einen Dornfortsatz eines dreisömmerigen Tieres liefert somit folgendes Bild: Der knöcherne Dornfortsatz wird umhüllt von parallel in Richtung der Längsachse des Dornfortsatzes verlaufenden kollagenen Fibrillen. Zwischen diesen Fibrillen liegen die ovalen Kerne der Bindegewebszellen, die sich am Knochen zu Osteoblasten entwickeln und dann der Knochensubstanz flach anliegen, sich aber nach Kernform und Färbbarkeit im tätigen

Zustand befinden. Auf die Osteoblastentapete folgt eine schmale Knochenzone, die sich etwas heller färbt als der übrige Knochen und als Zuwachszone zu deuten ist. Die Knochensubstanz enthält Knochenzellen und ist deutlich fibrillär, wobei die Fibrillen, wie schon erwähnt, der Längsachse des Dornfortsatzes folgen. Die Fibrillen des Periosts setzen sich durch die erwähnte hellere Knochenzone in die Knochenfibrillen fort.

Sehr eingehend untersucht wurde diese Zuwachszone beim Menschen. Nach KNESE (32) kommt ihr noch eine andere Bedeutung zu. Er schreibt: „Auf keinen Fall kann ... der primäre Faserknochen als erstarrtes Bindegewebe angesehen werden, wie es PETERSEN (61), WEIDENREICH (95) und KROMPECHER (42) getan haben. Bereits GEGENBAUER (25) hat darauf hingewiesen, daß die Fasersubstanz erst ad hoc gebildet würde.“ Damit würde mit dem in der Kambiumschicht gebildeten Faserwerk offensichtlich nur die Substanz für die Fasern des Knochens gebildet. Auch STÖHR (83) schreibt: „Bei der Genese des Knochengewebes ergreift der Differenzierungsprozeß bestimmte Abschnitte des Mesenchyms und verändert hierbei die gesamte lebendige Substanz. Daß kollagene Fasern in die neugebildete Knochensubstanz als solche eingebaut werden, läßt sich höchstens für die Sharpeyschen Fasern annehmen; im allgemeinen dürfte aus den fest zusammengepackten groben Faserbündeln ein neues plasmatisches Gefüge hervorgehen, dessen fibrilläre Struktur sich nach den Belangen der Molekularphysik entwickelt und unter erblichen Einfluß einer kommenden mechanischen Beanspruchung angepaßt wird. Welche Rollen die Zellen bei dem Vorgang spielen, läßt sich überhaupt nicht nachweisen.“

KNESE (32) äußert sich dazu weiter: „Für eine Umorientierung der Fasern könnte ein Prozeß angenommen werden, der die Fasern in ihre „Bausteine“ (vgl. WASSERMANN 93, 92), zerlegt. Darauf erfolgt im Knochen eine Auskristallisation von neuen Faserstrukturen unter einem anderen „Richtungskoeffizienten“, nämlich als präkollagenes Faserwerk. Vermutungsweise könnte an einen Vorgang gedacht werden, der der Rekonstruktion von Fibrillen aus einem kollagenen Sol entspricht. Derartige Rekonstruktionen wurden u. a. von HUZELLA (28, 29), NAGEOTTE und GUYON (54) sowie BÄHR (5) ausgeführt. Als morphologisches Zeichen dieser Auskristallisation wäre ein hyaliner Streifen anzuführen, der fetal verschieden breit als Randsaum der Bälkchen auftritt ... Die Möglichkeit, daß diese hyalinen Streifen Umkristallisationszonen für Fasern sind, scheint nach den Untersuchungen über Bindegewebs-hyalin von E. MÜLLER (53), SCHAUENSTEIN und RUMPF (72), RATZENHOFER und PROBST (66) sowie PROBST und RATZENHOFER (64) gegeben zu sein.“ Im Unterschied zu diesen Ergebnissen beim Menschen treten beim Karpfen die hellen Randsäume am Knochen während des ganzen Lebens auf. Auch kann man beim Karpfen diese Zuwachszone nicht als eigentlich hyalin bezeichnen. Sie ist vielmehr deutlich fibrillär strukturiert, wenn auch die Fibrillen einen gequollenen Eindruck machen. Die Fibrillen des Periosts setzen sich über diese Zone direkt in die Knochenfibrillen fort. Die Quellungserscheinung in der Zuwachszone deutet allerdings auch hier auf einen Umbau der Fibrillen.

Sharpeysche Fasern fehlen ganz oder sind nur im geringen Maße vorhanden. Aus diesem Grunde verlaufen die Knochenfibrillen ungestört parallel in der Längsrichtung der Verstrebung bzw. in der Längsrichtung des Dornfortsatzes.

Auf polarisationsoptische Untersuchungen des Fibrillenverlaufs im Knochen des Karpfens konnte verzichtet werden, da einerseits der Fibrillenverlauf schon durch die Hämatoxylin-Eosin-Färbung deutlich hervortritt und andererseits darüber eine Untersuchung von WIENS (97) vorliegt.

Auf Grund meiner histologischen Präparate konnte ich seine Angaben bestätigen, wenn er vier Grundtypen des Faserverlaufs unterscheidet:

1. stabförmige Knochen besitzen longitudinale Faserung, wie es für Rippen und Dornfortsätze der Fall ist;

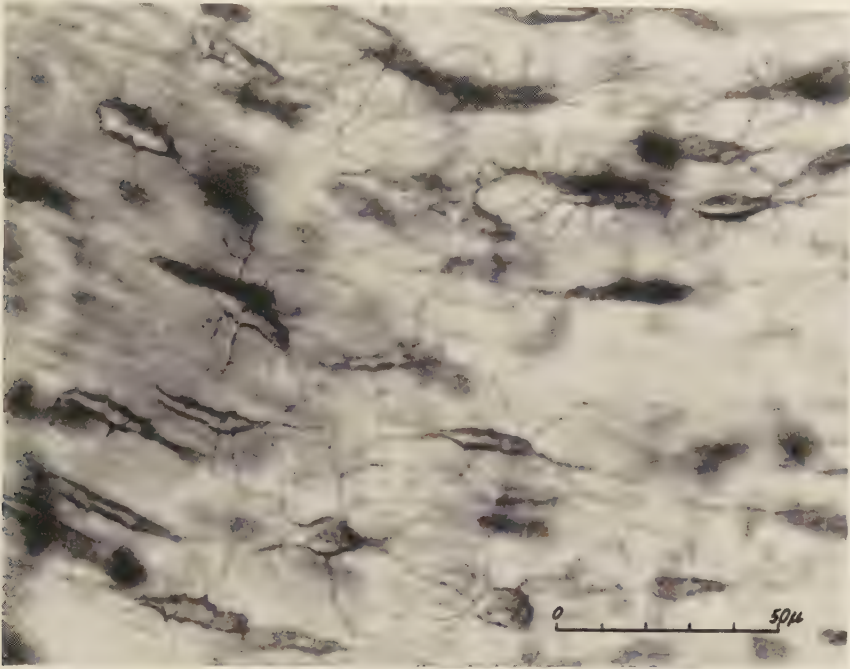


Abb. 41 Mikraufnahme eines Knochendünnschliffes. Die Osteozytenhöhlungen zeigen ihre Flächenansicht. Sie erscheinen rund bis oval mit einem unregelmäßig sternförmigen Umriß. An ihren Seiten entspringen zahlreiche sich weiter verzweigende feine Fortsätze, die mit den Fortsätzen der Nachbarzellen anastomosieren.

2. abgeplattete Knochen setzen sich in ihrem Aufbau aus radiären und tangentialen Faseranteilen zusammen (Opercularknochen);
3. die Wirbel weisen eine zirkuläre Faserung auf bzw. konzentrische Anordnung ihrer kollagenen Fasern, die sich durch radiär gestellte, aber der Länge nach gefaserte Züge verbinden. Diese Verstreblamellen werden jedoch häufig durch kleinere Lamellen unter sich verbunden, die wiederum in ihrer Längsrichtung entsprechend gefasert sind;
4. spongiöser Knochen erscheint als Netzwerk, dessen Einzelelemente zwar longitudinale Faserung zeigen, je nach ihrer Stellung und Anordnung aber konzentrisch gefasert wirken können.

Als weiterer wesentlicher Bestandteil des Knochens erfordern die Osteozyten eine nähere Betrachtung.

Über ihre Zellform und ihre Anordnung im Gewebe geben am besten Knochendünnschliffe durch den mazerierten Knochen Aufschluß. Es geraten

dabei natürlich nicht die Zellen selbst, sondern nur ihre Höhlungen im Knochen zur Darstellung.

Danach liegen die Osteozyten als flache, spindelförmige Gebilde zwischen den Knochenfibrillen eingezwängt. Da sie dem Verlauf der Knochenfibrillen folgen,

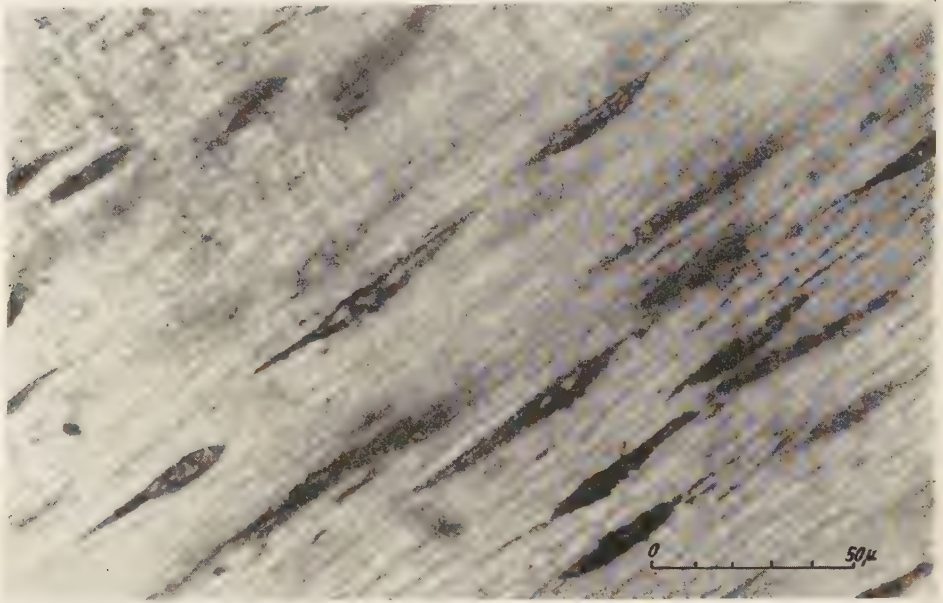


Abb. 42 Knochendünnschliff, senkrecht zur Flächenansicht der Osteozytenhöhlung geführt. Die Osteozytenhöhlungen erscheinen als schmale flachgestreckte Gebilde mit wenigen nicht weit verfolgbaren Fortsätzen. Deutlich folgen die Zelhöhlungen dem Fibrillenverlauf.

sind sie im Wirbelkörperzentrum wie diese in konzentrischen Ringen angeordnet, während sie in den Dornfortsätzen und in den Verstreungen deren Längsrichtung folgen. Die Form der Osteozytenhöhlungen erlaubt je nach Schliffrichtung zwei grundsätzlich verschiedene Ansichten. Werden die Zelhöhlungen in ihrer Flächenansicht getroffen (Abb. 41), so zeigen sie sich rund bis oval mit einem unregelmäßigen, sternförmigen Umriß. An ihren Seiten entspringen zahlreiche sich weiter gabelig verzweigende feine Fortsätze, die mit den Fortsätzen der Nachbarzellen anastomosieren. Dadurch stehen alle Knochenzellen in einem Zellnetz in direkter Verbindung. Während aber im Osteoblastensyncytium die einzelnen Zellen nahezu ephitelartig dicht beieinander liegen (Abb. 39), sind hier die Zwischenräume zwischen den Zellen stark vergrößert. Da nur hin und wieder ein Osteoblast in die Knochensubstanz eingeschlossen wird, ist dies eine verständliche Erscheinung.

Wird aber ein Knochendünnschliff senkrecht zur Flächenansicht der Osteozytenhöhlung geführt, so erscheinen sie als zwischen den Knochenfibrillen eingezwängte, schmale, spindelförmige Gebilde (Abb. 42). Einzelne Fortsätze sind nur in ganz geringem Maße an den Spindelenden erkennbar und meist nicht

weit verfolgbar. Damit ist der Nachweis erbracht, daß es sich bei dem Osteozytensyncytium um den Knochen durchsetzende zweidimensionale Zellnetze handelt. Da die Zellnetze parallel übereinanderliegen und nicht durch Anastomosen verbunden sind, kann der Knochen ein lamelliertes Aussehen erhalten. Um echte Lamellen handelt es sich jedoch nicht, da die Fibrillen keine lamelläre Schichtung zeigen. Für die Knochenzelle selbst ergibt sich die Form einer gewölbten ovalen Scheibe mit unregelmäßigem sternförmigem Rand, von dem zahlreiche Knochenröhrchen entspringen. Wenn aber BERNHAUSER (7) bei seinem Studium an Dünnschliffen durch Knochen verschiedener Teleostier, so auch durch Opercularknochen des Karpfens zwei verschiedene Knochenzelltypen festgestellt haben will, so scheint er durch die oben beschriebenen beiden Ansichtsmöglichkeiten einer Knochenzelle getäuscht worden zu sein. Er beschreibt nämlich einerseits große, nur mäßig gestreckte Knochenzellen, die durch zahlreiche Anastomosen in Verbindung stehen und andererseits spindelförmige, die ärmer an Fortsätzen sind und deutlich den Faserzügen folgen. Allein aus dieser Beschreibung und den beiden beigegeführten Zeichnungen ist zu entnehmen, daß er einer Täuschung zum Opfer gefallen ist, um so mehr, als ihm offensichtlich nur Schliffe in einer Raumrichtung zur Verfügung standen. Er berichtet jedenfalls nur von durch das Operculum gelegten Flächenschnitten und nicht von Versuchen, Schliffe parallel zur zu vermutenden Fläche der „spindelförmigen“ Zellen zu legen. Es muß jedoch betont werden, daß bei stark gekrümmtem Verlauf der Fibrillen eine flächenhafte Darstellung der Knochenzellen aus leicht erklärlichen Gründen auf erhebliche Schwierigkeiten stoßen kann. Aus der Betrachtung meiner Schliffe jedenfalls glaube ich den Schluß ziehen zu können, daß der Karpfen grundsätzlich nur eine Zellform, nämlich die oben beschriebene besitzt. Wenn BERNHAUSER (7) weiterhin diese „schmalen langgestreckten Zellen“ als charakteristisch für die hauptsächlich belasteten Randpartien hält und ihre Form durch die besonderen Belastungsverhältnisse hervorgerufen glaubt, so scheint, nach dem oben Festgestellten, diese Theorie für den Karpfen nicht gültig zu sein. Die Knochenfibrillen allerdings und damit die zwischen ihnen liegenden Zellnetze werden offensichtlich nach mechanischen Gesichtspunkten angeordnet.

Anhangsweise sei erwähnt, daß die Prüfung auf elastische Fibrillen im Periost mit der Orceinmethode nach (TAENZER-) UNNA ergebnislos verlief.

b) Sekundäre Umgestaltungen des Knochens

Als weiteres Problem stellt sich nun die Frage, ob der einmal gebildete Knochen während des ganzen Lebens bestehenbleibt oder wieder ab- und umgebaut wird. Zur Aufhellung dieser Fragestellung kann schon eine theoretische Betrachtung dienen. Vergleicht man den Wirbelkörper eines einsömmrigen Karpfens mit dem eines dreisömmrigen Tieres und projiziert sie aufeinander, so läßt sich, wie Abbildung 43 zeigt, folgendes feststellen:

Die perichordale Knochenlamelle, die als Wirbelkörperzentrum bezeichnet wurde, kann sich durch den beschriebenen Vorgang des Zuwachses unbegrenzt vergrößern und bedarf keines Umbaus. Sie kann in der einmal gebildeten Form bestehenbleiben. Wie die Zeichnung aber erkennen läßt, ist ein Umbau bei der Vergrößerung des Wirbels für die Dornfortsätze unumgänglich. Aus diesem Grunde müßten Beobachtungen an Längsschnitten oder Querschnitten durch Dornfortsätze Umbauerscheinungen erwarten lassen. Es ist jedoch sehr schwierig, allein aus histologischen Beobachtungen einen Vorgang wie den der Knochenauflösung zu rekonstruieren, vor allem dann, wenn darüber noch sehr wenig bekannt geworden ist.

Da eine Cavernenbildung vom Rande eines Knochengewebes aus erfolgen muß — das in den Cavernen angetroffene Gewebe kann ja nur so in sie hineingelangen —, müssen die Anfangsstadien dort zu suchen sein. In der Tat kann man am Knochenrand einzelne seichte Hohlformen finden, die den Beginn

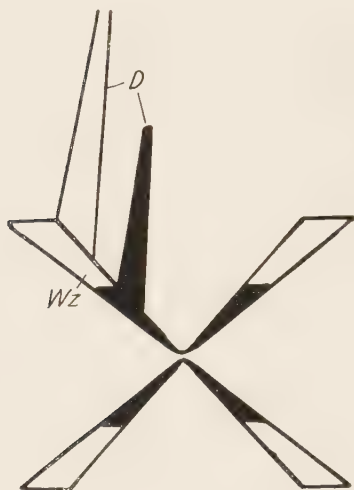


Abb. 43

Schematische Zeichnung zweier ineinander projizierter Wirbel. Ein Umbau der Dornfortsätze ist bei der Vergrößerung des jüngeren Wirbels (schwarz gezeichnet) unumgänglich. D: Dornfortsatz, Wz: Wirbelkörperzentrum, das sich durch appositionelles Wachstum vergrößern kann.

einer Cavernenbildung darzustellen scheinen (Abb. 44). Osteoblasten des Periosts schmiegen sich in die seichten Cavernen ein. Auch periostale Bindegewebsfasern sind dort eingedrungen. Die Osteoblasten erwecken dadurch ganz den Eindruck, als hätten sie sich in die Knochensubstanz eingefressen. Diese Tatsache ist um so überraschender, als diese Osteoblasten von den aufbauend wirkenden Osteoblasten morphologisch nicht unterscheidbar sind. Aus diesem

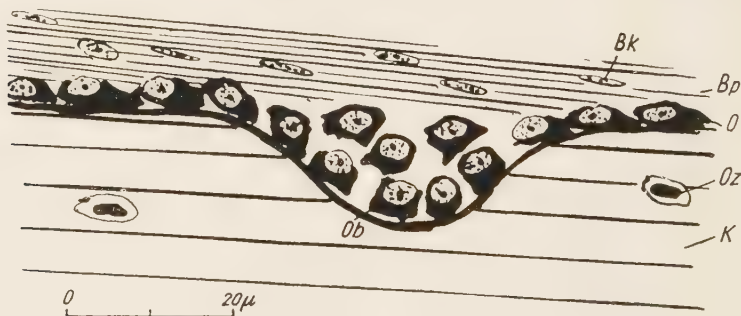


Abb. 44 Anfangsstadium einer Cavernenbildung. K: Knochengewebe, Oz: Osteozyten, O: Osteoblasten des Periosts, Ob: Osteoblasten, die in die gebildete Hohlform hineingedrängt wurden und den Anschein erwecken, sich in die Knochensubstanz einzugraben. Bp: periostale Bindegewebsfasern, Bk: Kerne des Bindegewebes.

Grunde fällt es schwer, diesen Osteoblasten eine knochenauflösende Wirkung zuzuschreiben, auch wenn sie durchaus denkbar ist. Vielleicht ist das von BLANC (9) darüber gefällte Urteil doch etwas hypothetisch. Er schreibt: „Un dernier renseignement sur les capacités des ostéoblastes chez les Poissons Téléo-

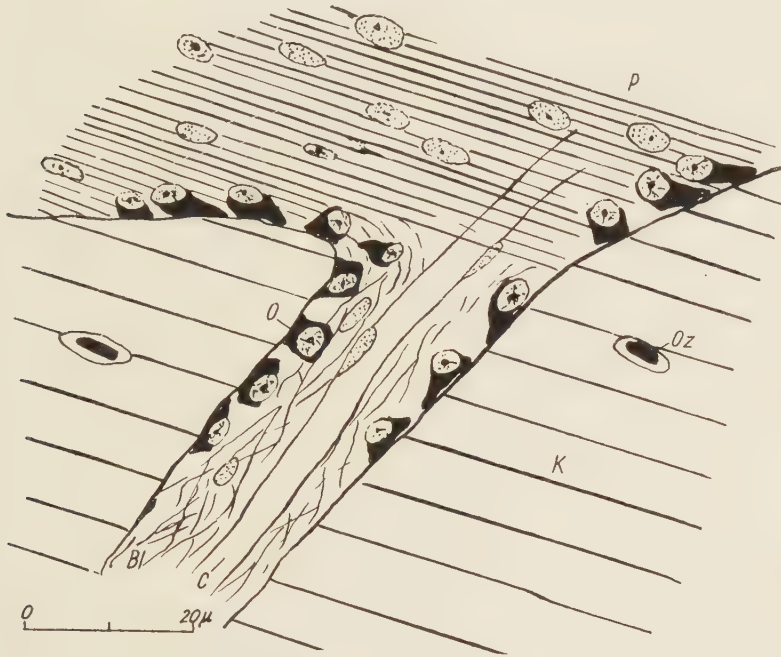


Abb. 45 Schnitt durch eine zur schmalen Röhre vertieften Caverne. Lockeres Bindegewebe (Bl) dringt vom Periost (P) her in die Caverne und führt eine Blutkapillare (C) mit sich. O: Osteoblasten, die ein Stück in die Caverne eindringen, in der Tiefe aber fehlen, K: Knochen, Oz: Osteozyten.

stéens nous est fourni par l'étude des régressions et des remaniements osseux. J'ai pu observer en effet, aussi d'ailleurs que M. PRENANT (63) dans certains os en partie décalcifiés, l'existence d'ostéoblastes situés dans des fissures ou des poches pratiqués dans de la substance osseuse et qui semblent avoir surtout un rôle destructeur d'os. Nous avons donc là un aspect curieux de l'activité des ostéoblastes, activités destructrice cette fois...". Eine Stellungnahme hierzu wird leichter fallen, wenn die weiteren Stadien der Knochenauflösung betrachtet worden sind.

Die flachen Cavernen vertiefen sich zuerst trichterförmig, um dann als schmaler Kanal in den Knochen einzudringen (Abb. 45). Diese Röhren setzen in beliebiger Richtung, manchmal auch parallel zum Knochenfibrillenverlauf und in unregelmäßigen, oft kantigen Biegungen in den Knochen ein. Der Rand dieser Röhren macht einen unregelmäßig gezackten oder angefressenen Eindruck. Es kann kein Zweifel bestehen, daß diese Cavernen erst nachträglich

durch Auflösung der Knochenfibrillen und der Knochengrundsubstanz entstanden sind. Vom Periost her dringen Bindegewebsfasern, die in der Mitte eine Blutkapillare mit sich führen, in lockerer Anordnung in die Caverne ein. Am trichterförmigen Eingang der Caverne liegen, verschieden tief in die

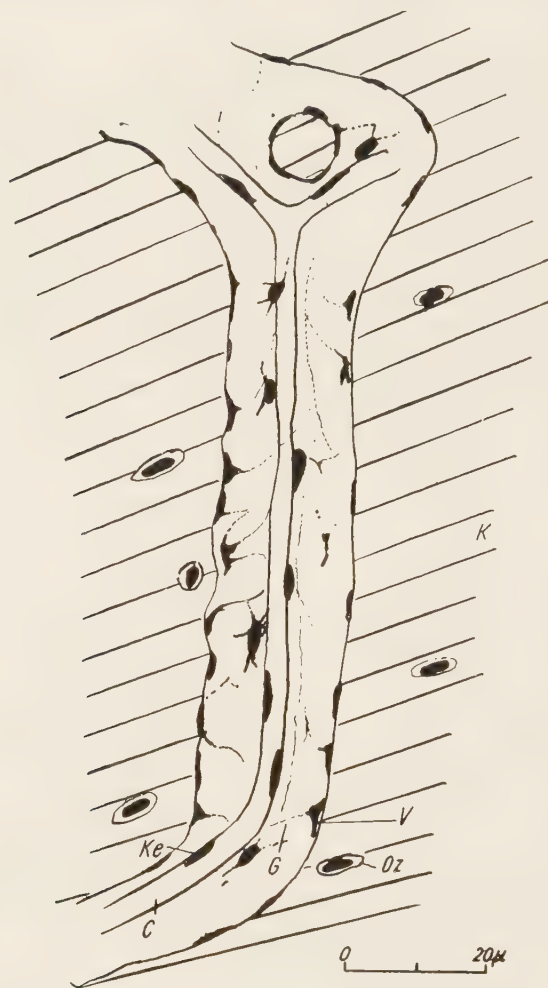


Abb. 46 Röhrenförmige Caverne in der Tiefe des Knochens. Sie wird von einer Blutkapillare (C) durchzogen. Weiterhin wird die Caverne von einem weitmaschigen kernarmen Gitterfasersystem (G) ausgefüllt, das an den Knochenwänden zarte Verdichtungen (V) bildet. K: Knochengewebe, Oz: Osteozyten, Ke: Endothelkerne der Blutkapillare, Osteoblasten fehlen.

Caverne hineinreichend, der Knochen substanz angeschmiegt Osteoblasten, die mit dem Osteoblastensyncytium des Periosts in Zusammenhang stehen. In

größerer Tiefe fehlen sie. Auch die Bindegewebsfasern lockern sich weiter auf. Sie bilden schließlich ein weitmaschiges, kernarmes Gitterfasersystem, das in der Mitte die Blutkapillare umspinnt und an der die Caverne umschließenden Knochenwandung zarte, segelartige Verdichtungen bildet (Abb. 46 und Abb. 47).

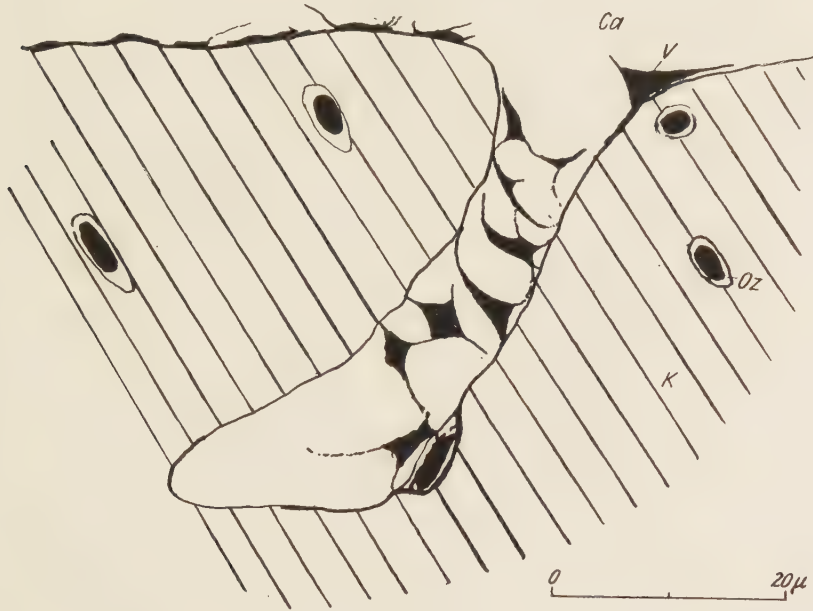


Abb. 47 Kleine Caverne, die von einer größeren (Ca) her in den Knochen (K) eindringt. V: Überaus zarte Verdichtungen in der Flächenansicht, die an der Knochenwandung von dem die Cavernen ausfüllenden zarten Gitterfasersystem gebildet werden. Oz: Osteozyten.

Schon aus dem Umstand, daß hier die Osteoblasten fehlen, kann man schließen, daß den Osteoblasten beim Knochenabbau nicht die beherrschende Rolle zufallen kann. Vielleicht ist es richtiger anzunehmen, daß die Osteoblasten lediglich vom periostalen Osteoblastensyncytium ein Stück in den entstehenden Hohlraum hineingeschoben werden. Damit muß der eigentliche Knochenabbau auf eine andere Weise zu erklären sein. Um diese Erscheinung näher zu beobachten, sind solche Stellen geeignet, wo der Knochenabbau rasch fortschreitet, also etwa am Ende eines Knochenkanals. Da aber bei dem wechselnd gekrümmten Verlauf dieser Knochenkanäle das im Präparat erscheinende Ende meist nicht dem tatsächlichen Ende entspricht, ist es günstiger, diese Erscheinung an sich erweiternden Cavernen zu studieren. Es fallen nämlich neben den röhrenförmigen schmalen Knochenkanälen große Cavernen mit unregelmäßigem Umriß auf, die offenbar im Begriff sind, sich zu erweitern. Hier kann man besonders an sich verengenden Stellen eine eigentümliche Beobachtung machen. In solchen zwickelartigen Verengungen scheint sich die Knochen-

substanz in Auflösung zu befinden. An Stelle einer fibrillären Struktur zeigt sich der Knochen fein netz- bis schaumartig oder granuliert strukturiert (Abb. 48). Diesem sich auflösenden Knochen liegen große rundovale Zellen an. Der Plasmaleib erscheint regelmäßigt dicht granuliert und durch eine membran-

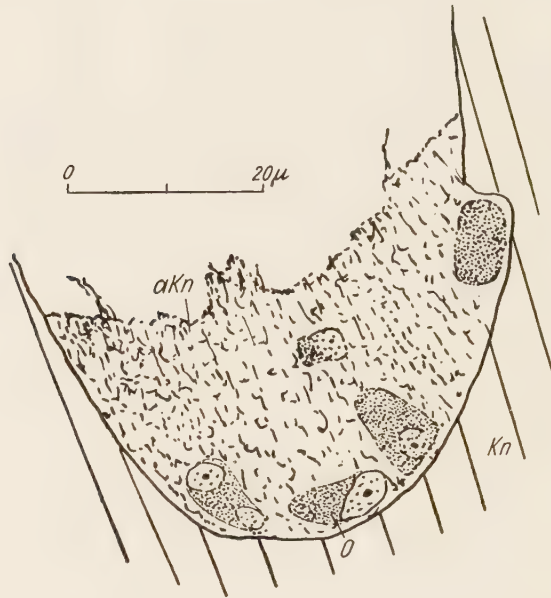


Abb. 48 Durch Osteoklasten O wird das Knochengewebe zur Auflösung veranlaßt. Das fibrillär strukturierte Knochengewebe verändert sich dabei zu einer schaumartigen bis granulierten Masse. Kn: Knochengewebe, aKn: sich auflösendes Knochengewebe.

artige Bildung deutlich abgegrenzt. Man ist zunächst versucht, dieses ganze Gebilde als Kern anzusprechen, weil man meistens den eigentlichen Kern nicht deutlich erkennen kann. In einigen Fällen aber gelang es, einen ovalen Zellkern festzustellen. Er erscheint durch das Chromatin ebenfalls granuliert, doch etwas gröber als das Protoplasma. Es ist leicht erklärlich, daß unter diesen Umständen der Kern von den Granula des Plasmas überdeckt werden kann und unsichtbar bleibt, zumal die Kernmembran meistens undeutlich hervortritt. Wie die Abbildung 48 zeigt, konnten auch Zellen mit zwei Kernen beobachtet werden. Der Nukleolus hebt sich immer deutlich ab. Da sich diese Zellen in die sich auflösende Knochensubstanz geradezu einzugraben scheinen, kann man ihre Bedeutung für die Knochenauflösung nicht übersehen. Damit könnte man diese Zellen als Osteoklasten bezeichnen. In welcher Weise diese Osteoklasten an der Osteolyse beteiligt sind, kann mit histologischen Methoden nicht bewiesen, sondern nur vermutet werden. Es könnte sich um die Produktion eines Fermentes handeln, das den Knochen veranlaßt, sich aufzulösen. Ein Vergleich mit den von RANNAK (65) bei Perciden vorgefundenen Osteoklasten ist leider nicht möglich, da sie es versäumt, darüber nähere Angaben zu machen. Sie schreibt lediglich: „An der Wand des Markraumes treten große und kleine

Osteoklasten auf, ebenso erodierte Höhlungen, die sogenannten Howshipschen Lakunen.“

An solchen größeren Cavernen läßt sich auch das sie ausfüllende Gewebe, das man als Knochenmark bezeichnen kann, wegen seiner größeren

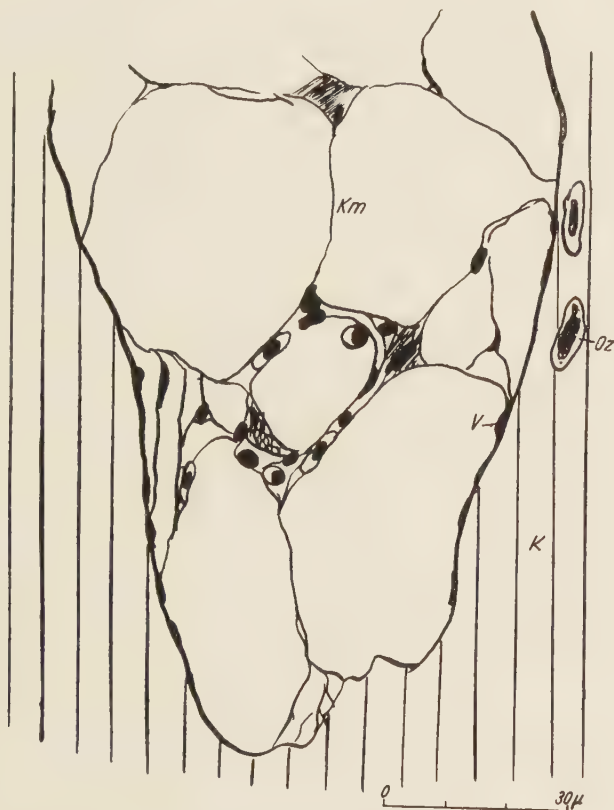


Abb. 49 Km; Knochenmark, das die Cavernen ausfüllt. Es wird gebildet von einem bald eng- und bald weitmaschigen Netz eines retikulären Bindegewebes. In den Knotenpunkten dieses dreidimensionalen Netzes liegen oft Erythrozyten und Lymphozyten. V: zarte Verdichtungen reticulärer Fasern an der Knochenwandung, K: Knochengewebe, Oz: Osteozyten.

Ausdehnung leichter beobachten als in den schmalen Knochenröhrchen. Es handelt sich hierbei um ein überaus zartes Gewebe, das sich leicht von der Knochenwandung löst und sich daher bei unvorsichtiger Behandlung der Schnitte beim Färbeporgang vom Objektträger ablösen kann. Größere Cavernen erscheinen deshalb manchmal als optisch völlig leer.

Das Knochenmark wird gebildet von einem bald eng- und bald weitmaschigen Netz eines in der Hauptsache aus Fettgewebe bestehenden retikulären Bindegewebes. Das dreidimensionale Gitterfasersystem ist am Knochenrand ver-

ankert und bildet dort die schon erwähnten äußerst zarten Verdichtungen. Daneben umspinnt es mehrere Blutkapillaren, die das Knochenmark durchziehen. In den Knotenpunkten der netzartig angeordneten Fasern liegen häufig von ihnen umspunnen Erythrozyten und Lymphozyten (Abb. 49).

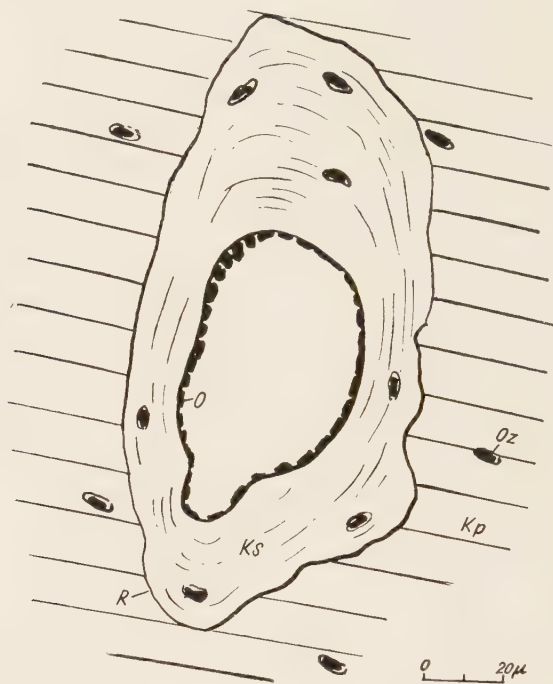


Abb. 50 Sekundäre Bildung eines Knochengewebes auf die alte Resorptionsfläche (R) einer Caverne. Kp: Primär gebildeter Knochen, Ks: Sekundär gebildeter Knochen. O: Osteoblasten, Oz: Osteozyten.

In kompliziertem Wechselspiel mit dem Knochenabbau steht sein W i e d e r - a u f b a u. Aus nicht geklärten Gründen wird an verschiedenen Stellen ein weiterer Knochenabbau abgestoppt, und auf die alte Resorptionsfläche wird von der Caverne her neue Knochensubstanz abgelagert. Diese Tatsache erkennt man zunächst an alten, sich basophil verhaltenden Resorptions- oder Kittlinien mit unregelmäßigem zackigen Verlauf. Sie stellen die Grenzlinien zwischen den primär und sekundär gebildeten Knochen dar. Bis zu dieser alten Resorptionslinie zeigen die Knochenfibrillen erwartungsgemäß keine Beziehung zu deren Verlauf. Diese Fibrillen liegen vielmehr parallel zum allgemeinen Verlauf der betreffenden Knochenspanne und weisen den Knochen bis zur Resorptionslinie als primär gebildet aus. Dieser Resorptionslinie aufgelagert ist die sekundär gebildete Knochensubstanz, deren Fasern in konzentrischen Kreisen um die Caverne angeordnet sind. Der glatte Cavernenrand zeigt einen unregelmäßig ovalen bis ovalen, ja kreisrunden Umriß. Auch die im Knochen eingeschlossenen Osteozyten sind in gleicher Weise angeordnet. Bei der Knochensubstanz-

ablagerung besteht dabei die Neigung, den unregelmäßigen Umriß der primären Caverne zu einem Oval oder Kreis auszugleichen. Es wird also nicht etwa in gleichförmiger Weise auf die alte Resorptionsfläche Knochensubstanz abgelagert, da in diesem Fall die Unregelmäßigkeiten dieser Resorptionslinie nicht ausgeglichen würden. Vielmehr erfolgt die Bildung der Knochensubstanz aufeinander abgestimmt an den verschiedenen Stellen bald rascher und bald langsamer, um so schließlich eine ovale bis kreisrunde Caverne zu schaffen, in deren Mitte die Capillare verläuft. Dem Cavernenrand liegen typische Osteoblasten mit ihrem stark basophil färbbaren Protoplasma flach auf (Abb. 50).

Ein geweblicher Zusammenhang zwischen der primär und sekundär gebildeten Knochensubstanz an der Resorptionsfläche ist nicht vorhanden. Durch die beim Schneiden bedingte mechanische Beanspruchung kann die sekundär gebildete Knochensubstanz vom primären Knochen abgelöst werden und ein Spalt wird sichtbar. Daraus geht hervor, daß der sekundär gebildete Knochen tatsächlich nur aufgelagert wird, ohne mit dem primär gebildeten Knochen auf irgendeine Weise zu verschmelzen.

Auch WISNIOWSKI (98) stellt schon ein Vorkommen solcher Markräume auskleidenden Knochen bei Karpfen fest. Er bezeichnet diesen sekundär gebildeten Knochen als Markknochen, im Gegensatz zu dem primär gebildeten Knochen, den er als Periostknochen bezeichnet. Dieser Markknochen unterscheidet sich aber vom Periostknochen nicht nur topographisch (Auskleidung von Markräumen) und morphologisch (konzentrische Schichtung der Fibrillen), sondern offensichtlich auch osteogenetisch. Ganz abgesehen davon, daß er ein sekundäres Produkt darstellt, unterscheidet sich auch seine Bildungsweise ganz wesentlich von der des Periostknochens. Bei der Bildung des Markknochens treten keine periostalen Bindegewebsfasern auf, die sich in Knochengewebe umwandeln. Er muß als alleiniges Produkt der Osteoblasten gelten, die ihm ohne periostale Faserbildung angelagert sind. Die Bildung des Markknochens scheint eher eine Ähnlichkeit mit der Bildung der perichordalen Knochenlamelle zu haben. Periostales Bindegewebsfasermaterial wird auch dort nicht zur Knochenbildung mit herangezogen. Wenn auch in den Markknochen keine Sharpeyschen Fasern mit eingeschlossen werden wie bei der Bildung der perichordalen Knochenlamelle, so bleibt dieser Unterschied für die eigentliche Knochenbildung, daß heißt also für die Bildung der eigentlichen Knochenfibrillen unwesentlich. Man kann deshalb annehmen, daß die Bildung des Markknochens der Bildung der perichordalen Knochenlamelle völlig entspricht.

Auch hier konnte auf eine polarisationsoptische Untersuchung verzichtet werden. Der Fibrillenverlauf ist auch auf histologischen Präparaten deutlich erkennbar. Darüber hinaus hat WISNIOWSKI (98) eine polarisationsoptische Untersuchung schon vorweggenommen.

Aus den gemachten Beobachtungen liegt zunächst die Vermutung nahe, daß es sich bei der Bildung des Markknochens um die Bildung Haversscher Kanäle handelt. Der Begriff des Haversschen Kanales erfordert aber eine lamellenartige Schichtung der Knochenfibrillen des Osteons. Die Richtung des Fibrillenverlaufs wechselt dabei von Lamelle zu Lamelle, wodurch jede Lamelle eine Eigenständigkeit erhält. Im vorliegenden Fall aber sind die Fibrillen ohne Richtungswechsel ihres Verlaufes in einfachen konzentrischen Kreisen angeordnet. Der Markknochen erhält lediglich durch die in ihm ebenfalls in konzentrischen Kreisen angeordneten zweidimensionalen Knochenzellnetze ein lamelläres Aussehen. Auch WISNIOWSKI (98) lehnt die Benennung dieser Gebilde als Haverssche Kanäle auf Grund seiner polarisationsoptischen Untersuchung ab, wenn er feststellt: „Ein Wechsel von hellen und dunklen Ringen,

charakteristisch für den Schichtenwechsel der Fibrillen bei dem Haversschen Lamellensystem, fehlt.“

Solche sekundäre Umbauerscheinungen finden sich wohl in den Verstreblungs lamellen, aber nicht in der perichordalen Knochenlamelle. Sie bleibt ein kompakter Knochen, in den keine Cavernen und damit auch keine ernährenden Blutgefäße mit Knochenmark eindringen. Die ursprüngliche konzentrische Anordnung der Knochenfibrillen und der dazu senkrecht verlaufenden Sharpeyschen Fasern bleibt vollkommen erhalten. Von einer Osteonbildung ist nichts zu erkennen. Auch die eingangs schon erwähnte konzentrische Schichtung von stärker und weniger stark verkalkter Knochensubstanz kann nur erhalten werden, wenn ein solcher Umbau nicht erfolgt. Wie schon erwähnt, erfordert aber auch die Art des Wachstums keinen Umbau, da sich die perichordale Knochenlamelle durch reines appositionelles Wachstum vergrößern kann. Diese Tatsache allein ermöglicht auch eine Altersbestimmung auf Grund der erwähnten Wachstumsringe. Auch hier sei noch einmal betont, daß die Wachstumsringe mit einer lamellösen Schichtung nichts zu tun haben.

Mit diesen Erörterungen ist das Bild des lebendigen Knochengewebes noch nicht ganz vollständig. Das Verhalten der Osteozyten bedarf noch einer kurzen Betrachtung. Bei der Umwandlung der Osteoblasten in Osteozyten gehen merkliche Veränderungen vor sich. Beim Einschluß eines Osteoblasten verliert sich zunächst die Färbbarkeit des Protoplasmas. Der Kern selbst erscheint nicht mehr so groß und blasenförmig aufgeheilt. Er nimmt eine mehr ovale Form an. Das Chromatin verdichtet sich. Die Lebensdauer der Osteozyten ist offensichtlich begrenzt. Jedenfalls kann man hin und wieder, besonders in der Nähe sich auflösender Knochensubstanz, degenerierende Knochenzellen feststellen. Bei diesem Vorgang löst sich zunächst das Protoplasma der Zelle unter Vakuolisierung auf. Schließlich degeneriert auch der Kern unter Zusammenballung des Chromatins. Am Schluß des ganzen Vorganges findet man eine nahezu leere und häufig etwas erweiterte Knochenzellhöhle mit einigen undefinierbaren Zellresten. Andererseits jedoch finden sich auch Osteozyten, die sich augenscheinlich in einem Mitosestadium befinden. Auch konnte ich zwei Zellkerne in einer Knochenzellhöhle feststellen. Aus diesen Beobachtungen muß man den Osteozyten eine Teilungsfähigkeit zuschreiben, auch wenn sie nur in einzelnen Fällen erkannt werden konnte. Ob jedoch auf diese Weise zugrunde gegangene Osteozyten ersetzt werden können, ist schwer nachweisbar.

Überblickt man noch einmal im Zusammenhang die Entstehung einer Knochenzelle, so wird ein langer Weg der Umwandlung beschritten. Er beginnt mit der Umwandlung einer Bindegewebszelle mit flachovalem Kern und mit Eosin-Hämatoxylin nach Delafield nicht färbbarem Protoplasma in die Form eines typischen Osteoblasten, während die Knochensubstanz auf sie zuwächst. Die Osteoblasten können in einen inaktiven Zustand treten oder als Osteozyten, wie oben beschrieben, eingeschlossen werden. Schließlich kann die Osteozyte unter weiterer Verdichtung des Chromatins und unter Vakuolisierung des Protoplasmas und des Kernes zugrunde gehen.

c) Die Knochenbildung auf knorpeliger Grundlage

Wie die einleitenden Studien zur Anatomie der Wirbelsäule des Karpfens gezeigt haben, treten an der Wirbelsäule an verschiedenen Stellen knorpelige Gebilde auf. Da dieser Knorpel im Laufe der Entwicklung als Folge enchondraler und perichondraler Verknöcherung durch Knochengewebe ersetzt wird,

bedarf dieser Vorgang einer näheren Erörterung. Die Entwicklung des knorpelig vorgebildeten Gelenkkörperchens erwies sich für diese Betrachtung besonders geeignet. Ein Querschnitt, der durch die Mitte eines Brustwirbels geführt wird, führt auch durch die knorpelige Anlage eines Gelenkkörperchens

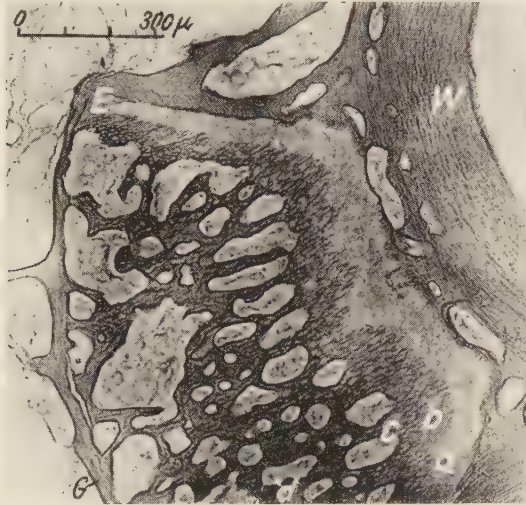


Abb. 51 Mikroaufnahme eines Schnittes durch ein Gelenkkörperchen. Sie zeigt die verschiedenen Zonen der enchondralen Verknöcherung. W: Wirbelkörper, E: epiphyseartige Fuge, a: Knorpelzellenvermehrung, b: Einlagerung von Kalksalzen in die Grundsubstanz, c: Aufbruchzone, d: Auflagerung von Knochen auf stehengebliebene Knorpelspangen. G: periostal entstandene Gelenkfläche für die Rippe.

(Abb. 7). Die Knorpelmasse wird von einer perichondral gebildeten Knochenlamelle umschlossen und erlaubt kein weiteres appositionelles Wachstum. Der perichondral gebildete Knochen steht zum Knorpel nur insofern in Beziehung, als er auf die Knorpelmasse aufgelagert wurde. Seine Genese selbst kann man als periostal bezeichnen.

Da nun die Knorpelmasse von distal her aufgelöst wird und von spongiösem Markknochen ersetzt wird, soll der Vorgang näher beschrieben werden. Von der proximalen Knochenmanschette her kann man distalwärts fünf Zonen im Knorpel unterscheiden (Abb. 51 und Abb. 52):

1. die Zone der interstitiellen Knorpelvermehrung;
2. die Zone der Knorpelzellenvergrößerung;
3. die Zone der Knorpelzellendegeneration und der Kalkeinlagerung in die hyaline Grundsubstanz;
4. die Zone der Knorpelzellenauflösung;
5. die Zone der Knochenbildung auf stehengebliebenen Knorpelspangen.

Da ein appositionelles Wachstum des Knorpels nicht mehr möglich ist, ist seine Vergrößerung auf den interstitiellen Zuwachs in seinem proximalen Abschnitt angewiesen. Die Kerne dieser Zone zeigen eine flache ovale Form.

Ihr Protoplasma, das durch Schrumpfung im Präparat etwas von der Wandung der Knorpelzellhöhle abgerückt ist, besitzt eine gleichmäßige schaumige Struktur. Häufig liegen sich in einer Knorpelzellhöhle zwei Kerne innerhalb eines Protoplasmaleibes gegenüber, ein deutliches Zeichen für die Teilungsfähigkeit

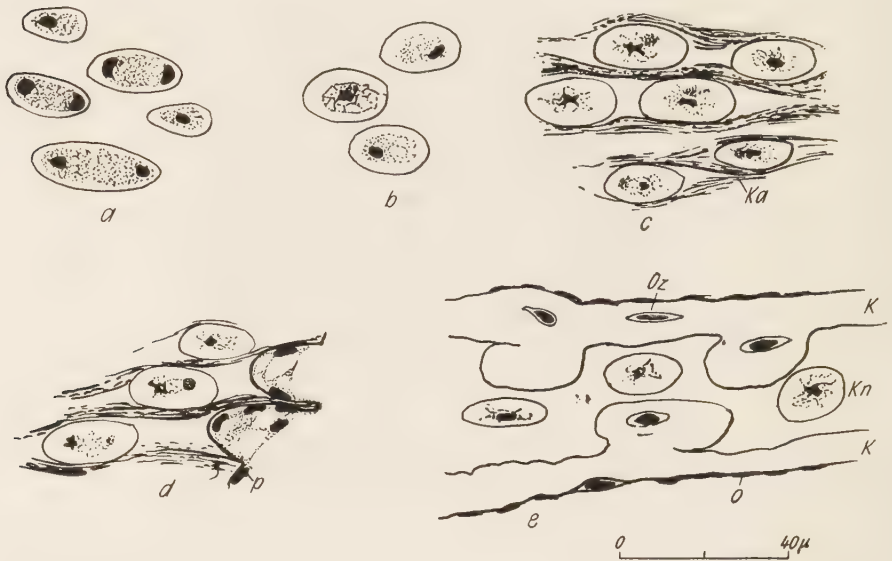


Abb. 52 Im Knorpelgewebe, das einem enchodralen Verknöcherungsprozeß unterliegt, kann man von distal nach proximal fortschreitend fünf Zonen unterscheiden:

- a) die Zone der Knorpelzellenvermehrung;
- b) die Zone mit beginnender Degeneration der Knorpelzellen unter gleichzeitiger Vergrößerung der Zelle;
- c) die Zone mit fortschreitender Degeneration der Knorpelzellen und gleichzeitiger Einlagerung von Kalk in die Knorpelgrundsubstanz (Ka);
- d) die Randzone des Knorpels. Die Knorpelzellen werden durch das Syncytium eines Parachondriums (P) aufgebrochen;
- e) die Zone der Knochenauflagerung auf einzelne stehende gebliebene Knorpelspangen. Kn: Knorpel auf den Knochen (K) aufgelagert. O: Osteoblasten, Oz: Osteozyten.

der Knorpelzellen. Ebensooft ist zwischen zwei solche Zellen eine schmale Knorpelgrundsubstanzlamelle eingezogen, die sich weiter verbreitert. Da sich die wachsende Knorpelmasse nicht nach der Seite hin ausdehnen kann, sondern nur distalwärts, liegen die Zellteilungsrichtungen stets so, daß die neu entstehenden Zellen distalwärts vorrücken. Auf diese Weise ordnen sich die Knorpelzellen reihenförmig an. Weiter distalwärts beginnen die so gebildeten Knorpelzellen ihren Protoplasmaleib und damit ihre Zellhöhle zu vergrößern. Das Protoplasma wird dabei immer grobschaumiger; stellenweise ballt es sich aber auch zusammen. Verfolgt man das Präparat weiter distalwärts, gelangt

man schließlich in den Bereich der ersten Kalkablagerungen in die Knorpelgrundsubstanz, erkenntlich an der stärkeren Basophilie. Die Knorpelzellhöhlen selbst haben weiter an Größe zugenommen. Das Plasma degeneriert bis auf wenige grobschaumige Reste in der Umgebung des Kernes. Nur einzelne Plasmafäden reichen noch bis zur Knorpelzellhöhlenwandung. Auch die Kernmembran löst sich auf. Der Kern beginnt sich unter Chromatinzusammenballung zu vakuolisieren und nimmt einen „morgensternförmigen“ Umriß an. Werden schließlich die Knorpelzellhöhlen von distal her aufgebrochen, so sind nur noch wenige Kern- und Plasmareste vorhanden. Mit dieser Aufbruchszone endet die Knorpelmasse gegen Markräume mit einem unregelmäßigen gezackten Verlauf, der durch die Form der erbrochenen Zellhöhlen und der dazwischen stehengebliebenen Grundsubstanz bedingt ist. Der Vorgang des Aufbruches der Knorpelzellhöhlen scheint von den bindegewebigen Zellen eines Parachondriums bewirkt zu werden, die sich entlang der Aufbruchlinie dicht an die Knorpelmasse anlegen. Der flachovale Kern besitzt meist einen Nukleolus. Das ihn umgebende Plasma ist sternförmig verzweigt und entsendet feine Fortsätze, die mit den benachbarten Zellen in Verbindung treten und so einen syncytialen Zellverband bilden. Gleichzeitig dringen in die erbrochenen Zellhöhlen einzelne Blutkapillaren mit lockerem Bindegewebe ein, um dort ein Knorpelmark zu bilden.

Auf einzelne stehen gebliebene Knorpelspannen, die durchaus, zwar degenerierte, aber noch nicht aufgebrochene Knorpelzellen enthalten können, beginnt nun eine appositionelle Auflagerung von Knochensubstanz. Sie wird von Osteoblasten gebildet, die dem Knochen sehr flach angeschmiegt sind. Auch hier handelt es sich um die Bildung von Markknochen, ohne daß periostale Kollagenfibrillen in Erscheinung treten und in Knochensubstanz umgewandelt werden. Auf diese Art entsteht am distalen Ende der Knorpelmasse ein Kammerwerk spongiösen Knochens. Überblickt man noch einmal den ganzen Vorgang, so wird der im proximalen Bereich der Knorpelmasse sich ständig neu bildende Knorpel immer wieder distal abgebaut und durch Markknochen ersetzt. Das Füllgewebe dieses knöchernen Kammerwerkes entspricht dem der Knochencavernen. Distal wird dieses spongiöse Knochensystem abgeschlossen von einer periostal gebildeten Knochenlamelle, die die Gelenkfläche für die dort ansetzende Rippe darstellt. Wie aber Abbildung 7 zeigt, geht diese Knochenspange mit den Knochenlamellen, die vom Wirbel her die Knorpelmasse des Gelenkkörperchens umgreifen, keine knöcherne Verbindung ein; sie ist mit ihnen nur durch Bindegewebe verbunden. Damit ist an dieser Stelle eine epiphysenartige Fuge ausgebildet, die ein ständiges Wachstum der Knorpelmasse und damit des spongiösen Kammerwerkes des Gelenkkörperchens ermöglicht.

d) Ergebnisse

Faßt man die Entwicklung des Knochens, wie sie an der Wirbelsäule des Karpfens beobachtet wurde, zusammen, so kann man zunächst zwischen den beiden Grundtypen der Knochenbildung auf bindegewebiger und auf knorpeliger Grundlage unterscheiden. Die Bildung des Knochens auf bindegewebiger Grundlage verläuft dabei nicht nach einem einheitlichen Modus. Es wurde unterschieden zwischen einer Knochenbildung unter Verwendung periostaler Bindegewebsfasern und einer Knochenbildung, bei der nur die anliegenden Osteoblasten beteiligt sind. Die letztere wurde beschrieben bei der Genese der perichordalen Knochenlamelle und der Bildung des von WISNIEWSKI (98) als

Markknochen bezeichneten sekundären Knochens. Ihre Bildung wird als Aneinanderlagerung von verkalkenden Bindegewebsfasern gedeutet, die ausschließlich als Produkt der Osteoblasten zu betrachten sind.

Immer aber sind an der Knochenbildung Osteoblasten beteiligt, die sich im aktiven Zustand durch einen großen blasenförmigen aufgehellten Kern mit deutlichem Chromatinnetz und große stark basophil färbbare Plasmamasse auszeichnen. Ihre traubenförmige Ansammlung ist für eine rasch wachsende Knochenlamelle bezeichnend und wird für die Enden der Verstrebungslamellen und der perichordalen Knochenmanschette beschrieben.

Kollagene Bindegewebsfibrillen, die am Aufbau der perichordalen Knochenmanschette einen wesentlichen Anteil haben, werden als Sharpeysche Fasern bezeichnet. Da aber die Definition der Sharpeyschen Faser als lamellendurchbohrende Faser für den reinen Faserknochen ohne lamelläre Schichtung keine Anwendung finden kann, muß sie für Fasern, die von außen her in den Knochen eindringen und in einem Winkel zu dem allgemeinen Verlauf der Knochenfibrillen stehen, erweitert werden.

Weiterhin wird der Einschluß von Osteoblasten in das Knochengewebe und ihre Umwandlung in Osteozyten beschrieben. Der Zellkern wird dabei gestreckter und kleiner, das Chromatin verdichtet sich und die Färbbarkeit des Protoplasmas nimmt ab. Die Zellform, an Knochenschliffen studiert, zeigt je nach Schliffrichtung zwei grundsätzlich verschiedene Ansichtsmöglichkeiten; nämlich eine flach-spindelförmige Gestalt mit wenigen Fortsätzen an den Spindelenden und eine rundovale und unregelmäßig sternförmig verzweigte Form, mit vielen sich gabelig verzweigenden Fortsätzen an den Seiten. Die Zellen sind durch diese Fortsätze zu zweidimensionalen Zellnetzen verbunden, wobei die letzteren dem Knochen ein lamelläres Aussehen verleihen können. Die Knochenfibrillen verlaufen parallel zu den Zellnetzen, so daß man auch als Sharpeysche Fasern bei reinem Faserknochen solche Fasern bezeichnen kann, die diese Zellnetze „durchbrechen“.

In den Dornfortsätzen und Verstrebungslamellen wird ein Umbau des Knochens beobachtet, erkennbar an der Bildung von Cavernen und sekundären Knochens. Die Auflösung des Knochens wird durch Osteoklasten mit einem oder zwei Kernen veranlaßt. Die fibrilläre Struktur des Knochengewebes verändert sich dabei schaumartig. Osteoblasten, die am Caverneneingang beobachtet werden, dürften zu dem Abbau des Knochens nicht in Beziehung stehen, sondern eher vom Periost her in den entstehenden Hohlraum hineingeschoben worden sein. Die Cavernen sind von einem zarten kernarmen dreidimensionalen Gitterfasersystem, das Blutkapillaren umspinnt, erfüllt. Es handelt sich dabei hauptsächlich um ein Fettgewebe, das an der Cavernenwandung zarte segelartige Verdichtungen bildet.

Der sekundäre Knochen in den Cavernen wird von Osteoblasten gebildet, ohne daß periostale Bindegewebsfasern oder Sharpeysche Fasern zu seinem Aufbau herangezogen werden. Die Knochenfibrillen und Zellnetze sind in konzentrischen Kreisen angeordnet. Die Grenze zwischen dem primär und sekundär gebildeten Knochen ist durch eine Kittlinie gekennzeichnet.

Die Knochenbildung auf knorpeliger Grundlage wird an der Entstehung des Gelenkkörperchens der Brustwirbel beschrieben. Sie erfolgt unter Zerstörung des Knorpels am distalen Ende der Knorpelmasse, während proximal ständig neuer Knorpel durch interstitielles Wachstum nachgeliefert wird. Das Wachstum des allseitig von einer Knochenmanschette umschlossenen Gelenkkörperchens wird durch eine epiphysenartige Fuge zwischen der proximalen und distalen Knochenmanschette ermöglicht.



Abb. 53 Ein Karpfen mit einer Skoliose in der Lendenwirbelsäule von rechts aufgenommen. Das Tier ist stark verkürzt und hochrückig. Die Rückenflosse folgt dem stark gekrümmten Rücken und reicht bis zum Schwanzstiel. Die Körperseite zeigt in der Lendenwirbelsäulengegend (L) eine Aufwölbung mit einer nachfolgenden Eindellung.



Abb. 54 Die mazerierte Wirbelsäule, ebenfalls von der rechten Seite aufgenommen, zeigt, daß die wesentlichen Veränderungen der Körperform des in Abbildung 53 dargestellten Tieres von einer starken Skoliose in der Lendenwirbelsäule herrühren.

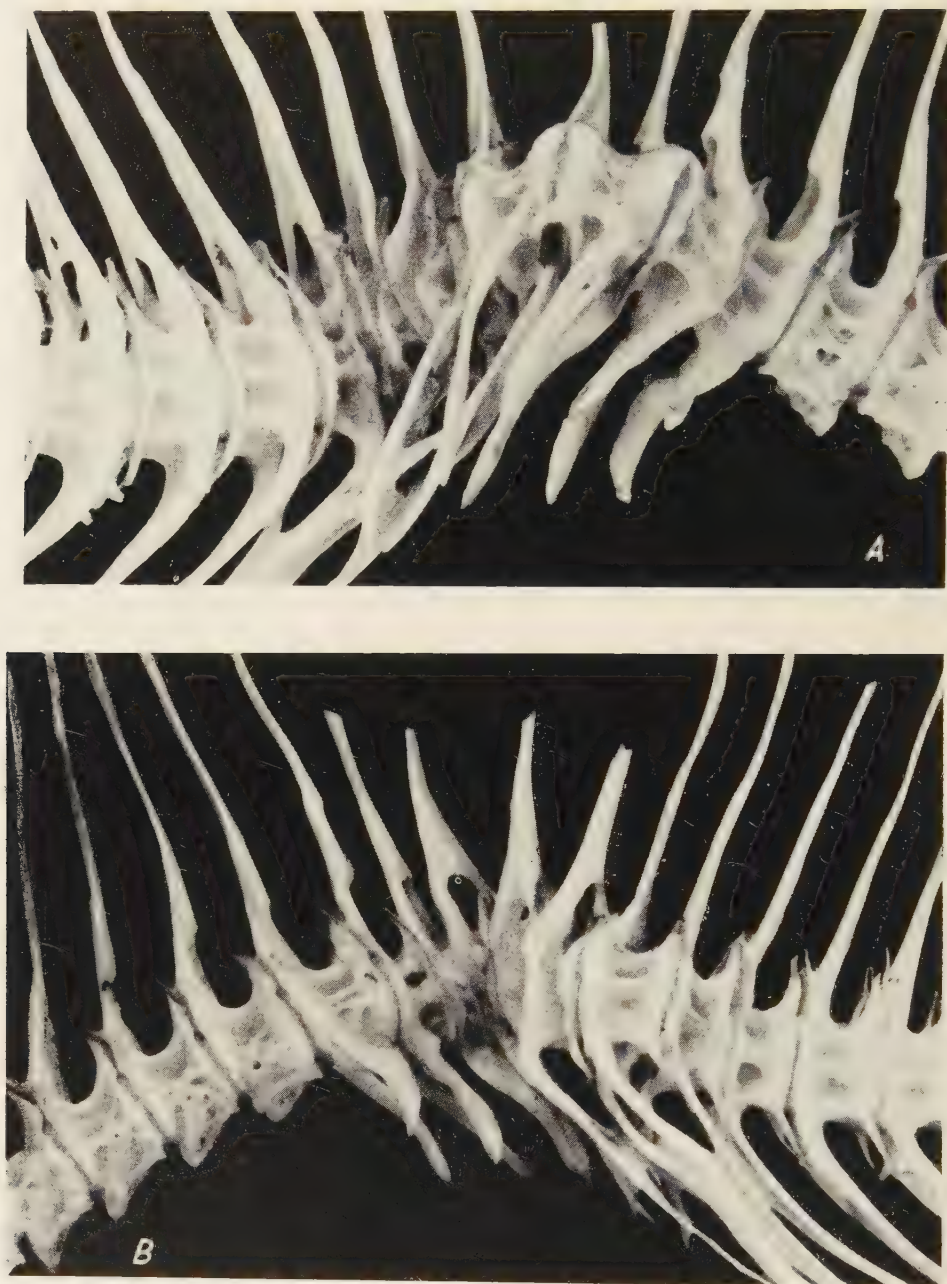


Abb. 55 Ausschnittvergrößerung der verkrümmten Lendenwirbelsäule von rechts (A) und links (B) aufgenommen. Die Keilwirbel- und Wulstbildung wird deutlich.



Abb. 56 Keilwirbel von vorne.

Abb. 57 Keilwirbel von der Seite.



Abb. 58 Von unten aufgenommen wird die S-förmige Verkrümmung in der Lendenwirbelsäule besonders deutlich.

III. a) Histologische Betrachtungen zur Deformierung von Wirbeln und zu Wirbelverwachsungen bei Wirbelsäulenverkrümmung

Erst das genaue Studium der Anatomie und Histologie der Wirbelsäule beim Karpfen ermöglicht es, krankhafte Veränderungen, wie Deformierungen von Wirbeln oder Wirbelsynostosen, histologisch zu betrachten und richtig zu deuten.

Es soll nun nicht die Aufgabe dieses Abschnittes sein, den zahlreichen Studien über auffallende Veränderungen an der Wirbelsäule, soweit sie makroskopisch an mazerierten Skeletten erkennbar sind, weitere Beispiele hinzuzufügen. WUNDER hat schon in mehreren Arbeiten solche ungewöhnliche Veränderungen an der Wirbelsäule genau beschrieben. Durch seine große Sammlung mazerierter Wirbelsäulen von Karpfen war es ihm möglich, zahlreiche Beispiele zu beschreiben und auch photographisch festzuhalten (WUNDER 101, 103, 105, 106, 107). Aber auch andere Autoren wie HYRTH (30), CHABANAUD (13), KOH (33), ECKHARDT (18), KORSCHOLT (40), MANN (47, 48), OTTOW (60) und SCHÄPERCLAUS (71) weisen immer wieder auf das Vorkommen solcher Veränderungen auch bei anderen Fischarten hin. Die Aufgabe dieses Teiles der vorliegenden Arbeit soll vielmehr sein, festzustellen, in welcher Weise diese Veränderungen an der Wirbelsäule die histologische Struktur der Wirbel verändern.

Als Material für die Beurteilung von Wirbelsäulenkrümmungen standen mir besonders häufig vorkommende Fälle von typischen Skoliosen (seitliche Verkrümmungen) in der Lendenwirbelsäule zur Verfügung. Diese skoliotische Verkrümmung macht sich schon am lebenden Fisch deutlich bemerkbar. Sein Körper zeigt sich verkürzt und hochrückig. In der Gegend der Lendenwirbelsäule bemerkt man eine leichte seitliche Aufwölbung mit einer nachfolgenden Eindellung des Fischkörpers. Die Rückenflosse folgt dem stark gekrümmten Verlauf des Rückens und reicht bis zum Schwanzstiel (Abb. 53). Skelettiert man die Wirbelsäule, so sieht man, daß diese äußeren Anzeichen von einer S-förmigen Verkrümmung der Lendenwirbelsäule hervorgerufen werden (Abb. 54). Wohl erkennt man an solchen mazerierten Wirbelsäulen die Ausbildung von Keilwirbeln und flügelartigen Wulstbildungen an den Rändern der Wirbel (Abb. 55, Abb. 56, Abb. 57) (WUNDER 100, 102), aber erst das histologische Präparat zeigt, daß eine Neigung zur Verwachsung vorhanden ist, die besonders an den konkaven Seiten der Verkrümmung sehr groß ist. Da die Verwachsung zweier Wirbel zu den auffallendsten Erscheinungen im histologischen Präparat gehören, sollen sie zuerst betrachtet werden. Studiert man verschieden weit fortgeschrittene Stadien solcher Wirbelsynostosen, so stellt sich der Verwachsungsvorgang wie folgt dar: Als erste, eine Verwachsung zweier Wirbel vorbereitende Erscheinung treten starke flügelartige Wulstbildungen an den cranialen und caudalen Enden der zu einem Keilwirbel deformierten perichordalen Knochenlamelle auf. Die Wülste des vorhergehenden Wirbels und des nachfolgenden Wirbels liegen sich genähert parallel gegenüber. Es ist verständlich, daß diese Wülste die Bewegungsfähigkeit dieser beiden Wirbel stark hemmen, obwohl das Zwischenwirbelligament noch vollständig erhalten ist (Abb. 59). Der weitere Verwachsungsvorgang besteht aber nicht etwa in einer langsamen Annäherung der Wülste durch Verzahnung, wie man es aus der Beurteilung mazerierten Materials entnehmen möchte, sondern stellt einen ganz eigenartigen Vorgang dar.

Wirft man einen ersten Blick auf eine derartige Stelle, so ist man zunächst überrascht, zwischen den beiden Knochenwülsten Knorpelgewebe vorzufinden

(Abb. 60). Nachdem man sich überzeugt hat, daß der Schnitt tatsächlich durch die aneinanderstoßenden Endwülste der beiden aufeinanderfolgenden Wirbel geführt ist, müßte man annehmen, daß der knöchernen Verschmelzung zweier Wirbel eine Verknorpelung des dazwischenliegenden Gewebes vorangeht. Bei

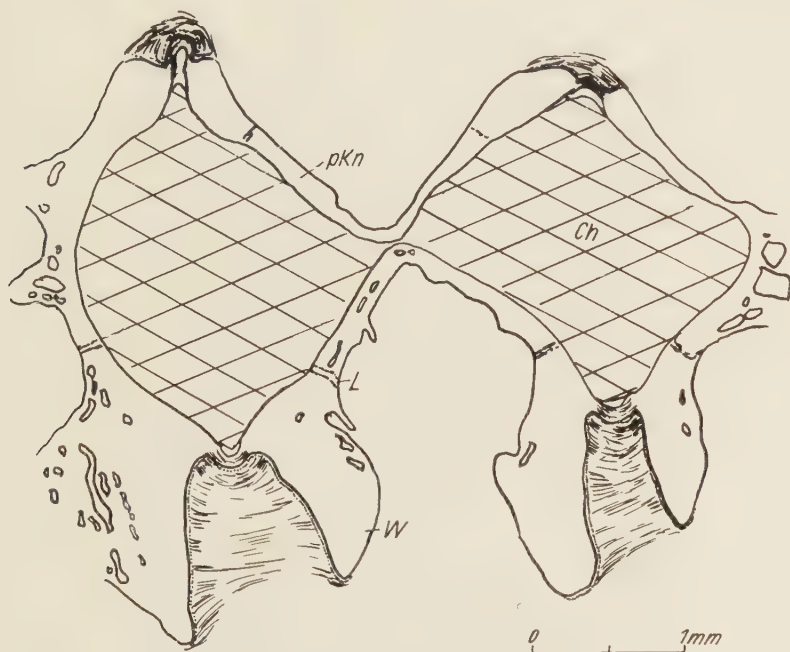


Abb. 59 Horizontalschnitt durch einen Wirbel einer skolitisch verkrümmten Lendenwirbelsäule. Die perichordale Knochenlamelle pKn ist während der beiden ersten Lebensjahre des Tieres normal gewachsen. Am Beginn der dritten Wachstumsperiode trat eine Wachstumsstörung auf, im Präparat an zwei feinen sich basophil verhaltenden Linien L erkennbar. Von diesem Zeitpunkt an beginnt der Wirbel in die Skoliose hineinzuwachsen. Es handelt sich also nicht um eine Deformierung des Wirbels durch Verbiegung und Zusammenpressung, sondern um eine Wachstumsstörung im dritten Sommer. W: Wulstbildung an der konkaven Seite.

Ch: Chorda dorsalis.

einer genaueren Prüfung dieses Gewebes kommt man aber zu dem Schluß, daß es sich nach Entstehung, Struktur, und Färbbarkeit nicht um Knorpelgewebe handeln kann.

Der zu betrachtende Schnitt wurde in der Horizontalebene durch die Mitte einer stark verkrümmten Lendenwirbelsäulenpartie eines dreisömrigen Tieres geführt (Abb. 60).

Durch die die Verkrümmung bedingende Deformierung der Wirbelkörper ist die zwirnsrollenähnliche Gestalt entsprechend der Krümmung verbogen. An der konkaven Seite der Krümmung treten an den Wirbelrändern starke flügelartige Wulstbildungen auf, die zwischen sich das zu betrachtende Gewebe einschließen. Während an der konvexen Seite der Krümmung das Zwischen-

wirbelligament gut ausgebildet ist, ist es auf der konkaven Seite völlig degeneriert. Das zu besprechende Gewebe liegt ihm direkt an und reicht weit zwischen den beiden Wülsten der aufeinanderfolgenden Wirbel distalwärts. Die Wülste stellen einen periostal gebildeten Bindegewebsknochen dar und sind von

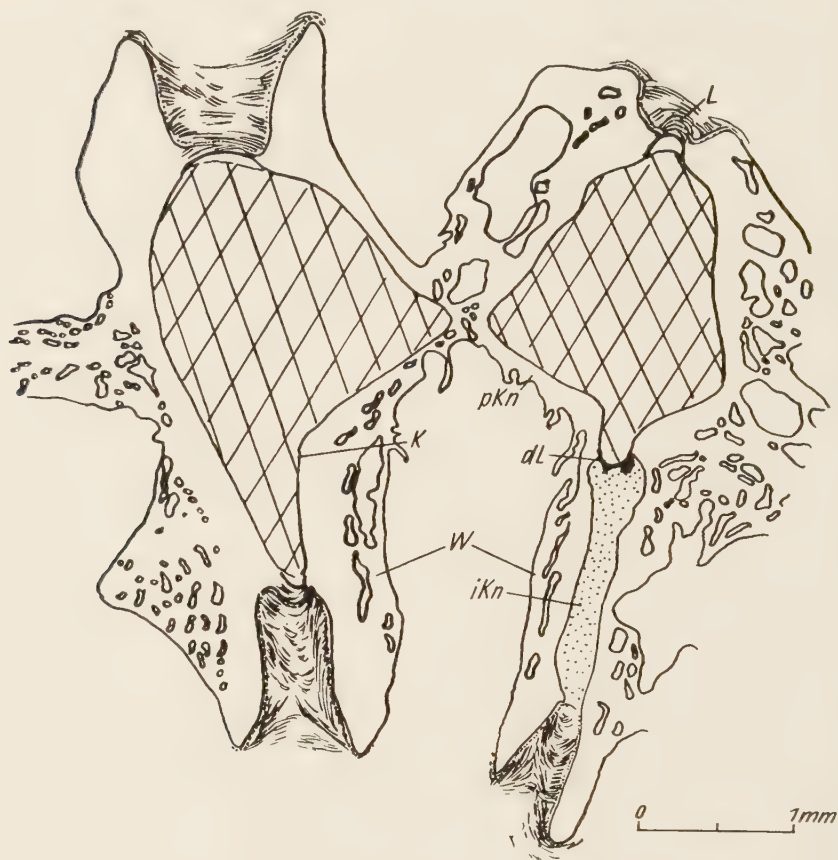


Abb. 60 Horizontalschnitt durch einen Keilwirbel einer skolitisch verkrümmten Lendenwirbelsäule. Besonders an der konkaven Seite der Krümmung bilden sich flügelartige Wülste (W) an den Enden der perichordalen Knochenlamelle (pKn) aus. iKn: irreguläres Knochengewebe zwischen zwei Wülsten, das eine Wirbelsynostose einleitet. Das Zwischenwirbelligament ist degeneriert (dL). L: normal ausgebildetes Ligament an der konvexen Seite der Skoliose. Ch: Chordagewebe; K: Knick in der perichordalen Knochenlamelle, der auf eine Wachstumsstörung im dritten Sommer hindeutet.

periostalem Bindegewebe eingeschlossen. Viele Sharpeysche Fasern dringen in sie ein. Ihre Bildung gleicht derjenigen, wie sie schon für die Dornfortsätze beschrieben wurde. Eine Wiederholung dieser Vorgänge ist deshalb an dieser Stelle nicht notwendig. Es sei nur erwähnt, daß auch hier eine heller gefärbte periphere Zuwachszone auffällt, die von verschiedenen Autoren als Zone

des fibrillären Umbaus der kollagenen Fibrillen des Periosts gedeutet wird. Verfolgt man vom distalen Ende dieser flügelartigen Wülste diese periphere Zuwachszone proximalwärts bis zu jenem Punkt, wo zwischen den beiden Wülsten das zu betrachtende Gewebe beginnt, so macht man dort eine über-



Abb. 61 Mikraufnahme des irregulären Knochengewebes iK, das sich bei der Verwachsung zweier Wirbel zwischen den beiden Knochenwülsten K 1 und K 2 ausbildet. O: Osteoblastentapete, Z: unverkalkte Zuwachszone, die kontinuierliche in die Grundsubstanz des irregulären Knochengewebes übergeht; B: Bindegewebe, aO: die Osteoblasten liegen der irregulären Knochensubstanz nicht als Tapete, sondern truppweise angehäuft auf, aK: allmählicher Übergang des irregulären Knochengewebes zum echten Knochengewebe.

raschende Feststellung. Die heller gefärbte periphere Zuwachszone dieser Wülste geht kontinuierlich in die Grundsubstanz des betreffenden Gewebes über und verhält sich färberisch ähnlich wie diese. Ebenso kontinuierlich setzt sich die Osteoblastentapete auf die Oberfläche des zu betrachtenden Gewebes fort, zwischen die hier wie dort senkrecht kollagene Fibrillen eindringen (Abb. 61). Damit liegt der Schluß nahe, daß es sich bei dem, eine Wirbelsynostose einleitenden Gewebe um die mächtig verbreiterte periphere Zu-

wachszone, wie man sie überall am wachsenden Knochen findet, handelt. Auf alle Fälle geht aber daraus hervor, daß dieses Gewebe mit dem angrenzenden Knochen eine morphologische Einheit bildet. Chemisch gesehen, mögen einige Unterschiede vorhanden sein, da sich einerseits die Grundsubstanz in ihrer



Abb. 62 Osteoblasten, die in das irreguläre Knochengewebe eingeschlossen wurden, ohne sich in Osteozyten umzuwandeln und degenerieren, ohne ihre volle Aufgabe erfüllt zu haben.

- a) Die Osteoblasten wurden erst vor kurzem eingeschlossen, ohne ihren Osteoblastencharakter verändert zu haben. Der Kern ist groß und blasenförmig; er erscheint durch das aufgelockerte Chromatin aufgehellt. Der Nukleolus ist deutlich erkennbar. Das Protoplasma färbt sich stark basophil.
- b) Die ersten Degenerationserscheinungen machen sich bemerkbar. Das Chromatingerüst des Kernes beginnt sich zu verdichten, die Kernmembran sich aufzulösen, der Kern zu schrumpfen.
- c) Das Chromatin ist stark verdichtet, der Kern geschrumpft. Das Protoplasma beginnt sich zu vakuolisieren.
- d) Das Protoplasma ist stark vakuolisiert. Der Kern ist bis auf wenige Reste aufgelöst. Die Zellhöhlung macht einen erweiterten Eindruck.

Farbbarkeit kontinuierlich aufhellt, andererseits aber auch kontinuierlich den dunkleren Farbton eines echten Knochengewebes annimmt und in dieses übergeht. Man kann annehmen, daß die Zunahme der Farbintensität der Einlagerung von Kalksalzen entspricht.

Um die Bildung dieses Zwischengewebes zu betrachten, soll seine Grenze dem anliegenden Bindegewebe gegenüber näher untersucht werden. Wie schon

erwähnt, liegen auch diesem Zwischengewebe reguläre Osteoblasten an, die sich durch den großen blasenförmigen Kern und locker verteilten Chromatin. Nukleolus, sowie vergrößerte und stark färbbare Plasmamassen auszeichnen. Die Osteoblasten liegen aber diesem Gewebe nicht als zusammenhängende

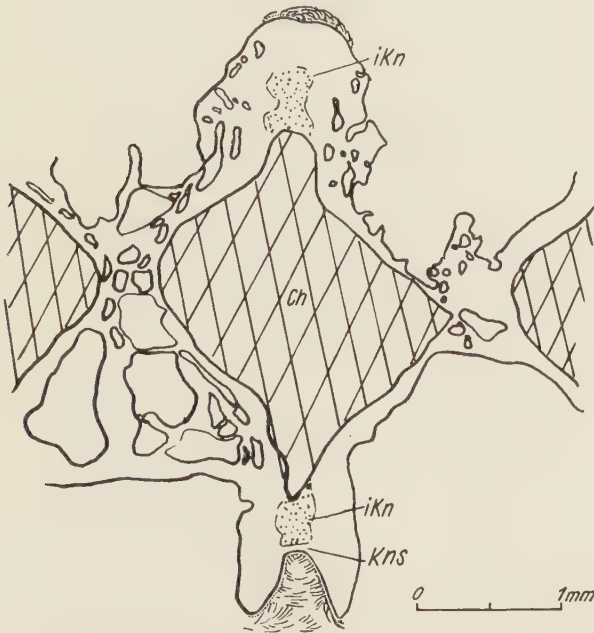


Abb. 63 Horizontalschnitt durch die Verwachsungsstelle zweier Wirbel. Die überstürzte Bildung irregulären Knochengewebes *iKn* hat sich wieder normalisiert. Während sich auf der einen Seite erst eine schmale Brücke normalen Knochengewebes *Kns* zwischen den beiden flügelartigen Wülsten gebildet hat, sind auf der anderen Seite die Wülste schon zu einer knöchernen Einheit verschmolzen. Ein Längenwachstum der Wirbel ist an den betreffenden Stellen nicht mehr möglich. Ch: Chordagewebe.

Tapete auf, sondern sind über seine Oberfläche aufgelockert und truppweise verstreut (Abb. 61). Zwischen sie treten kollagene Bindegewebsfasern an dieses Zwischengewebe heran und scheinen sich durch Aufquellung in eine Art unverkalkten Knochengewebes umzuwandeln. Eine exakte Grenze dem Bindegewebe gegenüber ist überhaupt nicht festzustellen. Die Grundsubstanz des zu betrachtenden Zwischengewebes geht kontinuierlich in das angrenzende Bindegewebe über. Gegenüber der normalen Knochenbildung fällt ein weiterer großer Unterschied auf. Die Osteoblasten verändern bei ihrem Einschluß in keiner Weise ihre Gestalt. Die typischen Veränderungen eines Osteoblasten beim Übergang zur Osteozyte, wie Verkleinerung der Plasmamasse, Verlust der starken Färbbarkeit, Verkleinerung des Kernes und Verdichtung des

Chromatins fehlen. Weiterhin werden die Osteoblasten oft nicht einzeln in das Gewebe eingeschlossen, sondern gruppenweise. Es kommen so häufig zwei bis mehrere Osteoblasten in einer Zelhöhle zu liegen. Die Zelhöhlungen entsprechen natürlich der Form der Plasmamassen der Osteoblasten und zeichnen



Abb. 64 Mikroaufnahme zweier Knochenwülste, die schon durch echtes Knochengewebe miteinander verbunden sind. O: Osteoblastentapete, K1 und K2: Knochenwülste des vorangehenden und nachfolgenden Wirbels, die durch eine knöcherne Brücke Kn fest miteinander verschmolzen sind, iK: irreguläres Knochengewebe mit eingeschlossenen Osteoblasten, B: Bindegewebe.

sich durch entsprechende Größe aus. Ihre Form ist demnach nicht schmal spindelförmig, sondern unregelmäßig kreisförmig. Da sich die Protoplasma-massen durch Schrumpfungerscheinungen im Präparat etwas von der Zelhöhlung zurückgezogen haben, ist es verständlich, daß, hervorgerufen durch den Einschließungsmodus der Osteoblasten, das Gewebe eine oberflächliche Ähnlichkeit mit Knorpelgewebe erhält. Verfolgt man die eingeschlossenen Osteoblasten von der peripheren Zone her gegen die Mitte, so erkennt man, daß sich die Kernmembranen aufzulösen beginnen. Der Kern löst sich unter Chromatinzusammenballung auf. Das Protoplasma degeneriert ebenfalls unter Vakuolisierung. Schließlich bleiben in einer nahezu leeren Zelhöhlung nur noch einige Kern- und Plasmareste übrig (Abb. 62).

Die Frage nach einer Deutung dieses Vorganges zu beantworten, ist, wie immer allein aus einem histologischen Präparat schwierig und hypothetisch. Unbestritten jedoch kann die Annahme eines krankhaften Prozesses sein. Offensichtlich handelt es sich in diesem Fall um eine überstürzte Umwandlung von Bindegewebe in Knochengrundsubstanz. Die Osteoblasten werden möglicherweise durch einen krankhaften Faktor daran gehindert, ihre volle Aufgabe zu erfüllen. Diesen Schluß kann man aus der Tatsache ziehen, daß sich die Osteoblasten bei ihrem Einschluß in das Gewebe nicht in Osteozyten verwandeln, sondern ihre „Osteoblastenstruktur“ beibehalten. Wie wir aber gesehen haben, scheint sich die Grundsubstanz dieses Zwischengewebes von der des Knochengewebes nur chemisch im Verkalkungsgrad zu unterscheiden. Daraus muß der Schluß gezogen werden, daß die Osteoblasten bei ihrem Einschluß ihre Aufgabe der Kalkeinlagerung nicht erfüllen. Einmal in dieses Zwischengewebe eingeschlossen, gehen sie schließlich zugrunde, ohne ihre Aufgabe erfüllt zu haben. Die Fibrillierung der unverkalkten Grundsubstanz ist deutlich.

Nicht überall, wo sich Wirbel anschicken, miteinander zu verschmelzen, findet man dieses Bild. An anderen ähnlichen Stellen scheint der Verschmelzungsvorgang schon weiter fortgeschritten zu sein. Der unregelmäßige Verknöcherungsvorgang hat sich wieder normalisiert. Auf die unverkalkte irreguläre Knochensubstanz wird echter Knochen aufgelagert. Die Osteoblasten haben sich zu einer regelmäßigen Tapete zusammengelagert. Zwischen den beiden flügelartigen Wülsten zieht sich distal von der unverkalkten Zwischensubstanz ein Band normalen Knochens hin (Abb. 63). Auch die eingeschlossenen Zellen zeigen wieder Osteozytencharakter. Das Knochengewebe ist wie überall mit einer schmalen peripheren Zuwachszone deutlich gegen das Periost abgegrenzt. Der Übergang von der proximal liegenden irregulären Knochensubstanz zu diesem echten Knochenband vollzieht sich kontinuierlich (Abb. 64). Damit erst ist eine reguläre Knochenverbindung zwischen den beiden aufeinanderfolgenden Wirbeln hergestellt. Das Wachstum des zunächst noch schmalen Knochenbandes schreitet rasch voran, bis schließlich der Zwischenraum zwischen den beiden Wülsten mit Knochengewebe völlig ausgefüllt ist und die beiden Wülste sich als einheitlicher Flügel verlängern (Abb. 63). Erst dieses Stadium kann man an mazerierten Skeletten als eine Wirbelverwachsung erkennen, da sich die vorhergehenden Vorgänge in der Tiefe zwischen den beiden Wülsten abspielen. Die beschriebene Neigung zu Wirbelverwachsungen konnte ich bei dem mir zur Verfügung stehenden Material nur an den konkaven Seiten der Skoliosen feststellen. Eine solche Wirbelsynostose hat aber auch für die beteiligten Wirbel selbst, neben der dabei entstehenden Unbeweglichkeit, eine weittragende Bedeutung. Als Folge muß sich zwangsläufig eine scheinbare Verkürzung dieser Wirbel einstellen. Wie aus dem Studium der normalen Wirbelkörperbildung hervorging, erfolgt das Längenwachstum eines Wirbels an den cranialen und caudalen Enden der doppelkegelförmigen perichordalen Knochenmanschette. Durch eine Synostose wird aber dort das Längenwachstum unterbunden. Die beiden zu einem Wulst verschmolzenen Flügelwülste können nur noch in die Höhe bzw. in die Breite wachsen.

Daraus ergibt sich für die Bildung eines Keilwirbels eine interessante Perspektive. Wie schon festgestellt, treten solche Verwachsungserscheinungen zwischen zwei Wirbeln bei Skoliosen nur im konkaven Teil der Krümmung auf, während auf der konvexen Seite das Längenwachstum des Wirbels normal fortschreitet. Das bedeutet aber, daß bei dem andauernden Wachstum auf der konvexen Seite und bei der Unmöglichkeit eines Längenwachstums auf der konkaven Seite sich die bestehende Krümmung ständig verstärkt. Diese un-

bezwinkelbare Tatsache darf aber nicht so verstanden werden, daß einseitige Wirbelsynostosen die Ursache von Verkrümmungen werden. Wie die Präparate zeigen, entwickeln sich Keilwirbel auch ohne vorherige Verwachsung. Im allgemeinen ist es sogar so, daß die Verkrümmung der Verwachsung vorausläuft. Die primäre Bildung eines solchen Keilwirbels, der ja die Grundlage einer jeden Verkrümmung bildet, soll daher der Gegenstand einer weiteren Betrachtung sein. Als eine häufige Ursache einer Verkrümmung wird die Pockenkrankheit mit Knochenweiche angegeben. Man könnte nun annehmen, daß infolge der Knochenerweichung und besonderen Beanspruchung der Lendenwirbelsäule die betreffenden Wirbel eine entsprechende Deformierung erfahren, die nach überstandener Krankheit und Wiedererhärtung festgelegt wird. Nach meinen Beobachtungen handelt es sich jedoch bei der Deformierung der Wirbel um reine Wachstumserscheinungen. Die Bildung eines Keilwirbels stellt sich danach wie folgt dar:

Die perichordale Knochenlamelle eines Keilwirbels eines dreisömmerigen Tieres ist bis zur Größe eines zweisömmerigen Tieres vollkommen normal ausgebildet. Die Abgrenzung dieses Teiles des Wirbelkörperzentrums gegenüber der Zuwachsrate des dritten Sommers ist an einem mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbten Präparat durch eine oder zwei feine blau gefärbte Linien erkenntlich (Abb. 59). Erst während des dritten Sommers ist die perichordale Knochenlamelle nicht mehr in der normalen Richtung weitergewachsen, sondern zeigt eine Abknickung nach außen. Daraus geht klar hervor, daß nur der beträchtliche Zuwachs des dritten Sommers von der Deformierung betroffen ist, d. h. die Art des Zuwachses nicht in normaler Weise erfolgte. Daraus ist der Schluß zu ziehen, daß es sich bei der Keilwirbelbildung um einen unregelmäßigen Zuwachs handelt und nicht um eine einfache Verbiegung. In letzterem Fall müßte von der Verbiegung auch der in den vorangegangenen Sommern gebildete Knochen mit betroffen sein. Aus diesem Grunde wäre es logisch, bei der Keilwirbelbildung von einer Gestaltveränderung des Knochens, verursacht durch eine Wachstumsstörung, die erst im dritten Sommer in Erscheinung tritt, zu sprechen. Wo die eigentlichen Gründe für die Wachstumsstörungen liegen, kann aus histologischen Präparaten kaum geschlossen werden. Offensichtlich handelt es sich um eine Störung der bindegewebigen Elemente, die durch verschiedene Erkrankungen, wie Pockenkrankheit, Bauchwassersucht, Drehkrankheit oder Strahlenschädigungen, hervorgerufen werden kann. Besonders die oben beschriebene überstürzte Knochenbildung im Falle der Synostose deutet darauf hin. Aus diesem Grund sei auch an dieser Stelle erwähnt, daß ebenso bei der Vergrößerung der Verstreblamellen bei verkrümmten Wirbeln eine Bildung irregulärer Knochensubstanz mit eingeschlossenen Osteoblasten beobachtet wurde. Wie schon erwähnt, ist ein Vergleich mit ähnlichen Veränderungen in der Wirbelsäule des Menschen auf rachitischer und osteomalazischer Grundlage schlecht möglich. Schon die beiden Begriffe Rachitis und Osteomalazie lassen sich nicht ohne weiteres auf den Fischknochen übertragen, wenn man sich bewußt wird, daß Osteomalazie krankhafte Veränderungen am Knochen des Erwachsenen. Rachitis dagegen solche am Knochen des Kindes beschreibt. Das Wachstum des Fischknochens findet während des ganzen Lebens keinen Abschluß. Es ist deshalb schwierig, die Jugendzeit vom späteren Alter abzutrennen. Wenn man die Jugendzeit als den Lebensabschnitt vor der Laichreife auffaßt, so könnte man die beschriebenen Veränderungen noch am ehesten als rachitisch bezeichnen. Doch muß man sich dabei bewußt bleiben, daß es sich bei der Keilwirbelbildung, die ja die Grundlage einer jeden Skoliose darstellt, nicht um eine einseitige Zusammenpressung des Wirbels auf Grund einer Erweichung

oder rachitischen Schädigung des Knochengewebes handelt, sondern daß allein die unregelmäßige Art des Zuwachses die Wirbelfehlbörperbildung hervorruft. Nicht ein normal ausgebildeter Wirbel wird zusammengeschoben und deformiert, sondern der beträchtliche Zuwachs des dritten Sommers verläuft bei diesen Wirbeln in falschen Bahnen. Es ist naheliegend, daß die stärkere Beweglichkeit der Wirbelsäule, z. B. bei starker Pockenkrankheit, als auslösender Reiz wirkt. Diese Beweglichkeit ist wahrscheinlich auf die schlaffe und lappige Beschaffenheit des Fischleibes, also des Bindegewebes und der Muskulatur, zurückzuführen und nicht auf eine Erweichung der Wirbelkörper. Bei einer allerdings kurzen histologischen Überprüfung „erweichter Wirbelsäulen“ konnte ich jedenfalls keine auffallenden Gewebeveränderungen in den Wirbeln oder Zwischenwirbelligamenten feststellen. Leider fehlte mir das Material, um diese Frage genauer zu studieren und um Endgültiges aussagen zu können.

Streng unterschieden werden von den beschriebenen krankhaften, herdförmigen Skoliosen, Wirbelverwachsungen und dadurch bedingten scheinbaren Wirbelverkürzungen müssen die gleichmäßigen Wirbelverkürzungen, die alle Wirbel betreffen. Diese Erscheinung, die WUNDER (102) für den Aischgründer Karpfen beschreibt, ist ohne Zweifel ein rassenbildendes Merkmal, das man nicht als krankhaft bezeichnen kann. Ebenso streng abgetrennt werden müssen jene Wirbelfehlbörperbildungen, die als Ursache eine mechanische Schädigung der Wirbelsäule haben. Wegen technischer Schwierigkeiten war es mir aber nicht möglich, zu diesem Problem systematische Versuche durchzuführen. Es kann lediglich so viel gesagt werden, daß bei einer derartigen Schädigung der Schwanzwirbelsäule nicht nur der betroffene Wirbel, sondern ein größerer Bereich der Wirbelsäule kallusartig verändert und versteift wird.

b) Ergebnisse

Wenn der vorliegenden Untersuchung auch nur wenig Material zur Verfügung stand, so zeichnen sich doch schon einige richtungweisende Ergebnisse ab. Besonders der Vorgang der Verschmelzung zweier benachbarter Wirbel konnte genauer studiert werden. Es wurde dabei festgestellt, daß die Tendenz zur Wirbelverschmelzung, besonders auf den konkaven Seiten der Wirbelsäulenkrümmungen, bei Skoliosen größer ist, als man an mazerierten Skeletten erkennen kann. Folgende Stadien der Verwachsung wurden unterschieden:

1. Flügelartige Wulstbildung an den Enden der benachbarten perichordalen Knochenlamellen.
2. Überstürzte Bildung eines irregulären Knochengewebes zwischen diesen beiden Wülsten unter Einbeziehung verquellender periostaler Bindegewebsfasern. Die Osteoblasten werden in die Grundsubstanz eingeschlossen, ohne sich in Osteozyten umzuwandeln, und degenerieren, ohne ihre volle Aufgabe erfüllt zu haben. Gleichzeitig degeneriert das Zwischenwirbelligament.
3. Normalisierung des Verschmelzungsprozesses zwischen den beiden Wülsten. Es wird allmählich normales Knochengewebe auf die irreguläre Knochensubstanz aufgelagert.
4. Die beiden flügelartigen Wülste sind distal durch normales Knochengewebe zu einer Einheit verschmolzen.

Als Folge einer einseitigen Verwachsung tritt durch zwangsläufige einseitige Hemmung des Längenwachstums eine Verstärkung der skoliotischen Verkrümmung ein. Bei doppelseitiger Verwachsung ist das gesamte Längenwachstum des Wirbels unmöglich gemacht. Der Wirbel bleibt deshalb im Längenwachstum zurück und macht einen verkürzten oder zusammengepreßten Eindruck.

Die Entstehung von Keilwirbeln wurde als eine Wachstumsstörung angesprochen. Die Annahme einer Deformierung eines Wirbels durch Zusammenpressung und Verbiegung auf Grund vorübergehender Knochenweiche ist nach diesen histologischen Untersuchungen unwahrscheinlich. Eine solche Verbiegung kommt nur den Dornfortsätzen zu.

IV. Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit hat sich die Aufgabe gestellt, die histologischen Grundlagen für die Erkennung krankhafter Veränderungen an der Wirbelsäule des Karpfens zu schaffen.

Aus diesem Grunde war zunächst ein ausführliches anatomisches Studium der verschiedenen Wirbelsäulenabschnitte notwendig. Mit WUNDER (100) kann man Hals-, Brust-, Lenden- und Schwanzwirbelsäule unterscheiden. In allen Wirbeln ist aber als Grundform das sanduhrförmige Wirbelkörperzentrum, dem sechs symmetrische Verstrebungen aufgesetzt sind, entwickelt. Diese Grundform kann durch die Ausbildung knorpeliger Basen der oberen und unteren Bögen verdeckt werden und durch die verschiedene Beanspruchung in den einzelnen Wirbelsäulenabschnitten leicht abgewandelt werden. Diese physiologischen Abwandlungen werden näher beschrieben. Besonders die Halswirbelsäule ist davon betroffen. Die Beweglichkeit in ihr ist nahezu aufgegeben, wie es an dem scheibenförmigen ersten Wirbel und an der physiologischen Verschmelzung des zweiten und dritten Wirbels zu einer Einheit erkennbar ist.

Im zweiten Teil der vorliegenden Arbeit wird die Entwicklung und die histologische Struktur der Wirbel genauer studiert.

In den vertebralen Abschnitten wird zunächst eine dünne perichordale Knochenlamelle angelegt. Durch den Wachstumsdruck der Chorda dorsalis, der sich vor allem in den intervertebralen unverknöcherten Abschnitten auswirken kann und durch das anschließend gerichtete Wachstum an den cranialen und caudalen Enden dieser Knochenlamelle erhält der Wirbel seine amphizöle Gestalt. Das Wachstum der perichordalen Knochenlamelle, die als Wirbelkörperzentrum bezeichnet werden kann, erfolgt nur durch Apposition an ihren Enden, erkennbar an den traubenförmigen Osteoblastenansammlungen. Sie hat als alleiniges Produkt der Osteoblasten zu gelten. Sharpeysche Fasern werden in großer Zahl eingeschlossen. Periostales Bindegewebe dagegen spielt bei der Bildung der Dornfortsätze und Verstrebungen eine erhebliche Rolle. Immer sind aber bei der Knochenbildung Osteoblasten beteiligt, die entweder als Osteozyten in den Knochen eingeschlossen werden oder an der Seite der Knochenspanne in einen inaktiven Zustand übergehen und langsam verdammern. Die Entwicklung der Osteozyten aus Bindegewebszellen über Osteoblasten wird näher verfolgt.

Das Wachstum des Wirbels macht einen dauernden Umbau der Knochensubstanz notwendig. Sie wird an der Cavernenbildung durch ein oder zwei-kernige Osteoklasten und an der Einlagerung osteonähnlichen sekundären Markknochens in diese Cavernen erkannt. Die Knochenbildung auf knorpeliger Grundlage wird an den knorpelig vorgebildeten Gelenkkörperchen studiert.

Im dritten Teil wird schließlich ein häufig vorkommender Fall einer Skoliose in der Lendenwirbelsäule betrachtet. Es wird dabei eine besonders große Neigung zur Wirbelverschmelzung auf den konkaven Seiten der Verkrümmung festgestellt. Der Vorgang dieser Verschmelzung wird studiert und dabei werden die Stadien einer flügelartigen Wulstbildung, einer überstürzten irregulären

Knochenbildung zwischen diesen Wülsten, der Normalisierung des Verschmelzungsprozesses und allmählicher Auflagerung normalen Knochengewebes unterschieden.

Die Entstehung von Keilwirbeln wird als eine Wachstumsstörung erkannt. Einseitige Wirbelverwachungen wirken skolioseverstärkend. Doppelseitige Wirbelverwachungen machen dagegen ein weiteres Längenwachstum des betroffenen Wirbels unmöglich. Er bleibt deshalb im Wachstum zurück und erscheint zusammengepreßt oder verkürzt.

Wegen Materialmangel konnte leider manche Seite interessanter pathologischer Fälle nicht geklärt werden. Durch genauere anatomische und histologische Studien an der gesunden Wirbelsäule wurde jedoch die Grundlage für die Deutung dieser Erscheinungen gelegt und am Beispiel der häufig vorkommenden Skoliose in der Lendenwirbelsäule ein Weg zu ihrer Klärung aufgezeigt.

Summary

The author has set himself the task of establishing the histological fundamentals for determining abnormal changes in the spine of the carp. The first part includes a detailed anatomical description of the various portions of the spine.

Physiological deviations from the basic form were found particularly in the cervical portion of the spine which shows almost no mobility. The second part of the paper deals with the development and histological structure of the vertebrae. The third part describes in greater detail the frequently occurring scoliosis in the lumbar portion of the spine. More exact anatomical and histological studies form the basis for the interpretation of scoliosis symptoms. A way for clarifying these symptoms is shown by the example of the scoliosis occurring particularly often in the lumbar portion of the spine.

Резюме

Автор настоящей работы поставил себе задачу создать гистологические основы для распознавания патологических изменений позвоночного столба карпа. Первая часть работы дает подробное анатомическое описание различных участков позвоночного столба. Подлежащими доказательству физиологическими изменениями основной формы, особенно поражается шейная часть позвоночника, подвижность которой повидимому почти прекращается. Вторая часть работы дает более подробное описание развития и гистологической структуры позвонков. Третья часть разъясняет часто встречающийся случай сколиоза в поясничной части позвоночника. Подробные анатомические и гистологические исследования дают основы для объяснения сколиозных явлений, и на примере часто встречающегося сколиоза, особенно в поясничной части позвоночника указывается путь его выяснения.

Literaturverzeichnis

1. ALADYNA, M.: Sur le tissu des Téléostéens. Journ. biol. Moscou, 1910, 1.
2. ALBRECHT, A.: Zur Entwicklung des Achsenskeletts der Teleostei. Diss. Straßburg, 1902.
3. AMPRINO, R., and GODINA, G.: Osservazioni sul rinnovamento strutturale dell'osso in Pesci Teleosti. Publ. Staz. Zool. Napoli, 1956, 28.
4. — Le renouvellement structurel du tissu osseux de poissons téléostéens. C. r. Assoc. Anat. 1959, 80, 93.
5. BÄHR, G.: The reconstruction of collagen fibrils as revealed by electron microscopy. Exper. Cell. Res. 1950, 1.

6. BAUDELLOT, M. E.: De la détermination des pièces osseuses qui se trouvent en rapport avec les premières vertèbres chez les Cyprins, les Loches et les Silure. CR. séances Acad. Sc. Paris, 1868.
7. BERNHAUSER, A.: Über die adaptive Bedeutung der Knochenstruktur der Teleostei. Öst. Zool. Z. 1954, 5.
8. — Über die Knochensponderosität bei aquatischen Wirbeltieren. Diss. Wien, 1951.
9. BLANC, M.: Contribution à l'étude de l'ostéogénèse chez les poissons téléostéens. Mém. Museum Nat. Hist. natur., N. S., Sér. 1953, A, 7.
10. BORGHESE, E.: Observations cytologiques et cytochimiques à propos l'ossification enchondrale. C. r. Assoc. Anat. 1953, 74.
11. — Alcune osservazioni sulle fusé piu precoci dell'ossificazione enchondrale. Arch. ital. Anat. e Embriol. 1954, 58.
12. BRUCH, C.: Vergleichende osteologische Mitteilungen. Z. f. wiss. Zool. 1862, 11.
13. CHABANAUD, P.: Quelques monstruosités chez des poissons hétérosomes. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon, 1939, 15.
14. — Morphologie comparée des arcs hémaux abdominaux des Téléostéens symétriques et dyssymétriques. C. R. Acad. Sci. Paris, 1951, 233.
15. — CHRANILOV, S.: Beiträge zur Kenntnis des Weberschen Apparates der Osteriophysi. Zool. Jb. 1927, 49, (Anat. u. Ontog.).
16. — Beiträge zur Kenntnis des Weberschen Apparates der Ostariophysi. Zool. Jb. 1929, 51, (Anat. und Ontog.).
17. EBNER, V. v.: Über die Wirbel der Knochenfische und die Chorda dorsalis der Fische und Amphibien. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien 1896, 105.
18. ECKHARDT, H.: Wirbelsäulenverkrümmung beim Karpfen und ihre Entstehung; zugleich ein Beitrag zur Theorie der Skolioseentstehung beim Menschen. Z. f. orthop. Chir. 1933, 60.
19. EGDELING, H. v.: Der Aufbau der Skelette in den freien Gliedmaßen der Wirbeltiere. Jena, 1911.
20. EMELIANOV, S. W.: Die Morphologie der Fischrippen. Zool. Jb. Abt. Anat. u. Ontog. 1935, 60.
21. — Sequence in the ontogenetic appearance of vertebral arches in teleosts and the omission of chondral stages in their development. C. R. Acad. Sci. URSS, N. S. 1939, 23.
22. — Omission of cartilaginous stages in the development of chondral ossification in teleosts (vertebral column and fins). C. R. Acad. Sci., URSS, N. S. 1940, 26.
23. FARUGI, A. I.: The development of the vertebral column in the haddock (*Gadus vegliffinus*). Proc. Zool. Soc. London, 1935.
24. FASOLI: Über die feinere Struktur des Knochengewebes. Arch. f. mikr. Anat., 1905, 66.
25. GEGENBAUER, G.: Über die Bildung des Knochengewebes. Z. Naturwiss. 1, Jena, 1864.
26. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere 1. Leipzig, 1898.
27. GRASSI, D.: Beiträge zur näheren Kenntnis der Entwicklung der Wirbelsäule der Teleostier. Morph. Jb. 1883, 8.
28. HUZELLA, Th.: Fibrillogramm der Kraftlinien des Kristallisationsprozesses. Z. Kristallogr. 1932, 83.
29. — Die zwischenzellige Organisation. Jena 1941.
30. HYRTH: Über Wirbelsynostosen und Wirbelsuturen bei Fischen. Denkschr. d. k. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl., Wien, 1862, 20.
31. KASCHKAROFF, D.: Die Knochenentwicklung bei *Orthogoriscus mola*. Anat. Anz. 1915, 47.
32. KNESE, K. H.: Die periostale Osteogenese und Bildung der Knochenstruktur bis zum Säuglingsalter. Z. Zellforsch. 1956, 44.
33. KOH, T.-P.: Osteological variation in the axial skeleton of goldfish (*Carassius auratus*). Sci. Rep. Nat. Tsing Hua Univ. (B) 1932, 1.
34. — Osteology of *Carassius auratus*. Sci. Rep. Nat. Tsing Hua Univ. (B) 1932, 1.

35. KLAATSCH, H.: Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartschubstanzgewebe. *Morph. Jb.* 1890, **16**.
36. KÖLLIKER, A.: Über verschiedene Typen in der mikroskopischen Struktur des Skelettes der Knochenfische. *Verhandlg. d. phys. med. Ges. Würzburg* 1859.
37. — Über das Ende der Wirbelsäule der Ganoiden und einiger Teleostier. *Festschr. Jubil. Basler Univ., Leipzig*, 1860.
38. — Der feinere Bau des Knochengewebes. *Z. Zool.*, 1886, **44**.
39. — *Handbuch der Gewebelehre*, Leipzig, 1889, **1**.
40. KORSCHULT, E.: Über Besonderheiten im Aufbau des Knochenfischskeletts. *Z. f. wiss. Zool.* 1940, **152**.
41. KRAUSE, R.: *Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere in Einzeldarstellungen*. Berlin u. Leipzig, Walter de Gruyter u. Comp., 1921.
42. KROMPECHER, St.: *Die Knochenbildung*. Jena, Fischer, 1937.
43. KYLE, H. M.: Über die Entstehung und Bildung der Hartschubstanz bei Fischen. *Z. mikr.-anat. Forschg.*, 1927, **9**, H. 1/2.
44. LIPP, W.: Neuuntersuchungen des Knochengewebes (Morphologie, Histochemie und Beeinflussung durch das periphere vegetative Nervensystem, durch Fermente und Hormone). II. Histologisch erfaßbare Lebensäußerungen der Knochenzellen. *Acta anat. (Basel)*, 1954, **22**.
45. LOTZ, Th.: Über den Bau der Schwanzwirbelsäule der Salmoniden, Cypriniden etc., *Z. f. wiss. Zool.* 1864, **14**.
46. LUBOSCH, W.: Die Osteoblasten und ihre Metamorphose. *Z. mikr.-anat. Forschg.*, 1928, **12**.
47. MANN, H.: Untersuchungen über die ansteckende Bauchwassersucht des Karpfens und ihre Bekämpfung. *Zool. Anz.* 1940, **131**.
48. — Chemische Untersuchung über Knochenweiche bei Karpfen. *Arch. f. Fischerei-wiss.* 1951, H. 3/4.
49. MATVEIEV, B.: Die Entwicklung der vorderen Wirbel und des Weberschen Apparates bei Cypriniden. Beitrag zu einer Theorie der Rekapitulation der ancestralen Merkmale in der Ontogenie. *Zool. Jb. Abt. Anat. u. Ontog.*, 1929, **51**.
50. MOOKERJEE, H. K.: On the development of the intervertebral ligament in Teleostean fishes. *Curr. Sci. Bangalore* 1934, **2**.
51. — The development of the vertebral column of a viviparus teleost, *Lebistes reticulatus*. *J. of Morph.*, 1940, **67**.
52. — and others: On the structure of the vertebral column and the Weberian ossicles in the carp-minnow, *Esomus danricus* (Ham.). *Proc. zool. Soc. Beng.* 1952, **5**.
53. MÜLLER, E.: Untersuchungen über das Wesen und Entstehungsbedingungen des bindegewebigen Hyalins. *Beitr. path. Anat.* 1936, **97**.
54. NAGEOTTE, I. et GUYON, L.: Les propriétés physicochimiques du collagène et leurs conséquences morphologiques. *C. r. Assoc. Anat.* 1934, **29**.
55. NEWAR, G.: On the anatomy of *Clarius lazera*. I. Osteology. *J. Morph.* 1954, **94**.
56. NOWIKOFF, N.: Untersuchungen über die Struktur des Knochens, *Z. f. wiss. Zool.* 1909, **92**.
57. — Über den Bau des Knochens von *Orthogoriscus mola*. *Anat. Anz.* 1910, **37**.
58. NUSBAUM, I.: Entwicklungsgeschichte und morphologische Beurteilung der Occipitalregion des Schädels und der Weberschen Knöchelchen bei den Knochenfischen (*Cyprinus carpio* L.). *Anat. Anz.* 1908, **32**.
59. OUGAROFF, A. A.: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des zellfreien Knochengewebes. *Z. f. mikr.-anat. Forschg.*, 1931, **26**.
60. OTTOW, B.: Extrem ausgebildete Skoliosen der Rumpf-Schwanzregion der Wirbelsäule von *Gadus*. *Z. f. Morph. u. Ök. d. Tiere* 1954, **43**.
61. PETERSEN, H.: Studien über Stützsubstanzen. Über die Herkunft der Knochenfibrillen. *Sitzber. Heidelberg, Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., Abt. B*, 11. Abg., 1919.
62. PIN, K. L. and TAI, T. V.: Sur la régénération de l'appareil operculaire du poisson rouge: *Carassius auratus* L., *Contr. Inst. Physiol. Deiping*, 1934, **1**.

63. PRENANT, M.: Régénération des rayons osseux (lepidotriches) articulés après amputation des nageoires chez des téléostéens. C. R. Soc. Biol. Paris 1938, **127**.
64. PROBST, A., und RATZENHOFER, M.: Zum Verhalten der Sehnenfibrillen während der Entwicklung, im höchsten Alter und unter pathologischen Bedingungen; über die Fibrillen im mesenchymalen Hyalin. Z. wiss. Mikrosk., 1955, **62**.
65. RANNAK, L.: Über den feineren Bau der Knochen bei einigen Vertretern der Percidae. Ann. Soc. Nat. Tart. 1938, **45**.
66. RATZENHOFER, M., und PROBST, A.: Zur Morphologie des Hyalins. Verh. dtsh. Ges. Path. (37. Tagg.), 1935.
67. RAUTHER, M.: In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Leipzig (Akad. Verlagsges. m. b. H.), 1940, **6**.
68. ROMEIS, B.: Taschenbuch der mikroskopischen Technik. München, Berlin (R. Oldenbourg). 1943.
69. SARBAHI, D. S.: The Endoskeleton of *Labeo rohita* (Ham.-Buch.) J. and Proc. of the Asiatic Soc. of Bengal. 1932, **28**.
70. SCHAFFER, J.: Lehrbuch der Histologie und Histogenese. Berlin u. Wien, 1933.
71. SCHÄPERCLAUS: Fischkrankheiten 1954, (Akademie-Verlag Berlin).
72. SCHAUENSTEIN, E., u. RUMPF, G.: Physikochemische Befunde an bindegewebigen Hyalin. Z. Biol. 1953, **105**.
73. SCHAUINSLAND, H.: Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. In Hertwigs Handbuch der vergl. u. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena, Fischer, 1906, **3**.
74. SCHEEL, C.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostierwirbelsäule. Morph. Jb. 1893, **1**.
75. SCHMID-MONNARD, C.: Zur Histogenese des Knochens der Teleostier. Z. f. wiss. Zool. 1883, **39**.
76. SCHMIDT, W. I.: Der Feinbau der anorganischen Grundsubstanz des Knochengewebes. Ber. oberhes. Ges. Natur- u. Heilk. Naturwiss. Abt. 1932/33, **15**.
77. — Über homogene und sphäritische Verkalkung bei den verschiedenen Arten des Knochengewebes. Naturwiss. 1947, **34**.
78. — Das Wesen der Mandlschen Körperchen in den Teleostierschuppen, ein Beitrag zum Verständnis der Kalkabscheidung bei der Bildung knochenartiger Gewebe. Z. Naturforschg. 1947, **2b**.
79. SCHNAKENBECK, W.: In: Kükenthals Handbuch der Zoologie. Pisces **6**, Berlin. Gruyter, 1955.
80. SHARPEY: In Quains Anatomy, 1856.
81. SÖRENSEN, W.: Om Lydorganer hos Fiske, En physiologisk og comparativ anatomisk undersøgelse. Kjobenhavn, 1884, **8**.
82. STEPHAN: Recherches histologiques sur la structure du tissu osseu des Poissons. Thèse de doctorat, Paris, 1900.
83. STÖHR, P.: Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie. Berlin—Göttingen—Heidelberg, Springer, 1951.
84. STUDNICKA, F. K.: Histologische Untersuchungen über den Knorpel, Vorknorpel und Chordagewebe. Anat. Hefte, 1903, **21**.
85. — Les fibres élastiques du ligament longitudinal supérieur de la colonne vertébrale d'*esox lucius*. C. r. Soc. Biol. Paris, 1929, **102**.
86. — Das Gewebe der Chorda dorsalis von *Esox lucius*. Z. Zellforschg. mikr. Anat. 1931, **13**.
87. THILO, O.: Die Bedeutung der Weberschen Knöchelchen. Zool. Anz. 1907, **32**.
88. TRETJAKOFF, D.: Das Knochengewebe bei den Pleuronectiden und den Plecognathen. Anat. Anz. 1924/25, **59**.
89. — Die funktionelle Struktur der Chordascheide und der Wirbel bei Cyclostomen und Fischen. Z. f. wiss. Biologie. Abt. B: Z. f. Zellforschg. u. mikr. Anat. 1926, **42**.
90. — u. CHINKUS, F.: Das Knochengewebe der Fische. Z. Anat. Entw.-gesch. 1927, **83**.
91. USSOW, S.: Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule der Teleostier. Bull. Soc. Imper. des Nat. de Moscou 1900, **1/2**.

92. WASSERMANN, F.: The intercellular components of connective tissue: origin, structure and interrelationship of fibres and groundsubstance. *Erg. Anat.* 1956, **35**.
93. — Fibrillogenesis in the regenerating rat tendon with special reference to growth and composition of the collagenous fibril. *Amer. J. Anat.* 1954, **94**.
94. WATSON, I. M.: The development of the Weberian ossicles and anterior vertebrae in the goldfish. *Proc. of the Royal Society* 1939, **127**.
95. WEIDENREICH, F.: Über den Begriff „Knochen“ und die Beziehung des Knochengewebes zu Bindegewebe und Knorpel. *Ant. Anz.* 1923, *Erg.-H.* **57**.
96. — Das Knochengewebe. In: *Handbuch der mikrosk. Anatomie des Menschen*. 1930, Bd. 2/3.
97. WIENS, H.: Polarisationsoptische Beiträge zur Kenntnis des Faserverlaufs in den Skelettelementen der Teleostier. *Z. Zellforsch.* 1955, **42**.
98. WISNIEWSKI, P.: Über den Aufbau der Knochen des Innenskeletts bei Cypriniden. *Anat. Anz.* 1935, **80**.
99. WHEELER, R.: Epiphysial growth in the branchial skeleton of Fishes. *Quarterly Journ. of Mikrosk. Sci. London*, 1934, **77**.
100. WUNDER, W.: Beobachtungen über Knochenerweichung und nachfolgende Wirbelsäulenverkrümmung beim Karpfen. *Z. Fischerei* 1934, **32**.
101. — Wirbelsäulenverkürzung beim Karpfen, eine offenbar erbliche Erscheinung. *Z. f. Naturforschung* 1947, **2 b**, H. 5/6.
102. — Wirbelsäulenverkürzung als rassebildendes Merkmal beim Aischgründer Karpfen. *Roux'Arch. f. Entwicklgsmech.* 1948, **144**.
103. — Ein Fall von Wirbelsäulenverkürzung beim Hecht (*Esox lucius*). *Arch. f. Hydrobiologie* 1949, **42**.
104. — Wirbelzahl und Wirbelform bei verschiedenen Karpfenstämmen. *Verhdlg. d. Dtsch. Zool. Ges. in Tübingen*, 1954.
105. — Beeinflussung der Ausbildung der Wirbelsäule durch mechanischen Reiz beim Karpfen (*Cyprinus Carpio* L.) *Verhdlg. d. Dtsch. Zool. Ges. in Erlangen*, 1955.
106. — Leistungsprüfungsversuche beim Karpfen 1955. *Ergebnisse aus bayr. Teichwirtschaften*. *Arch. f. Fischereiwiss.* 1956, **7**, H. 1.
107. — Ungewöhnliche Veränderungen an der Wirbelsäule des Karpfens, ihre Einwirkung auf Körperform und Wachstum der Fische. *Zool. Anz.* 1957, **158**.

Lebenslauf

Am 19. Juli 1935 wurde ich, Hermann Ernst Adolf Hübner, als dritter Sohn des Polizeiobermeisters a. D. Johann Hübner und seiner Ehefrau Ada, geb. Dannhorn, in Lichtenfels/Ofr. geboren und im evangelischen Glauben erzogen. Von 1941 an besuchte ich die Volksschule und ab 1946 die Oberrealschule für Jungen in Hof/Saale. Nach der Ablegung der Reifeprüfung im Jahre 1954 entschloß ich mich, an der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen zu studieren, mit dem Ziel, das Staatsexamen für das Höhere Lehramt in der Fächerverbindung Biologie, Chemie und Geographie abzulegen. Eine Philosophievorwegprüfung bestand ich an der Universität Erlangen im Jahre 1957. An der gleichen Universität unterzog ich mich im Jahre 1959 dem Staatsexamen für das Höhere Lehramt in der gewählten Fächerverbindung mit Biologie als Zulassungsfach mit Erfolg. Als Thema meiner Zulassungsarbeit wählte ich: „Zur Anatomie der Wirbelsäule des Karpfens (*Cyprinus carpio* L.).“ Dieses Thema, das mir Prof. Dr. W. Wunder, Leiter der Untersuchungsstelle für Teichwirtschaft an der Universität Erlangen, zur Verfügung gestellt hat, konnte ich zur vorliegenden Dissertation unter seiner Anleitung erweitern.

Dr. Hermann Hübner

839 Passau

Bischof-Pilgrim-Straße 6

